

中華民國第 65 屆中小學科學展覽會

作品說明書

高級中等學校組 植物學科

第二名

052101

探討海漂種實結構與傳播機制之關係－以銀葉樹為例

學校名稱： 國立花蓮高級中學

作者：	指導老師：
高一 鄭恩哲	吳曙序
高一 巫睿穎	胡育豪
高一 江亦緯	

關鍵詞： 海漂種實、銀葉樹、傳播機制

摘要

海漂種實是一群能靠海流傳播後代的植物繁殖體，追蹤其跨洋散播途徑與族群分佈狀況常可反應生態問題。本研究便想以銀葉樹為例，釐清海漂體結構如何適應遠距傳播。結果發現，銀葉樹能以果實作為海漂體的關鍵有：(1)整體密度小於海水；(2)中果皮有許多儲氣空隙可維持浮力；(3)種子座落位置與中果皮纖維局部吸水性則有利於穩定浮心，使果實於海流中多能以正向姿態漂浮並快速前行；(4)果實從外到內有多層疏水性構造，有利於長期海漂期間抵抗海水滲入以維持種子活性。相較短期海漂後就腐爛失活的大葉山欖種實而言，銀葉樹果實對海水具抗性又能善用海流動力確實更適應跨洋性遠距傳播，值得作為輔助評估氣候變遷對於海漂植物影響與保育的指標物種。

壹、前言

一、研究動機

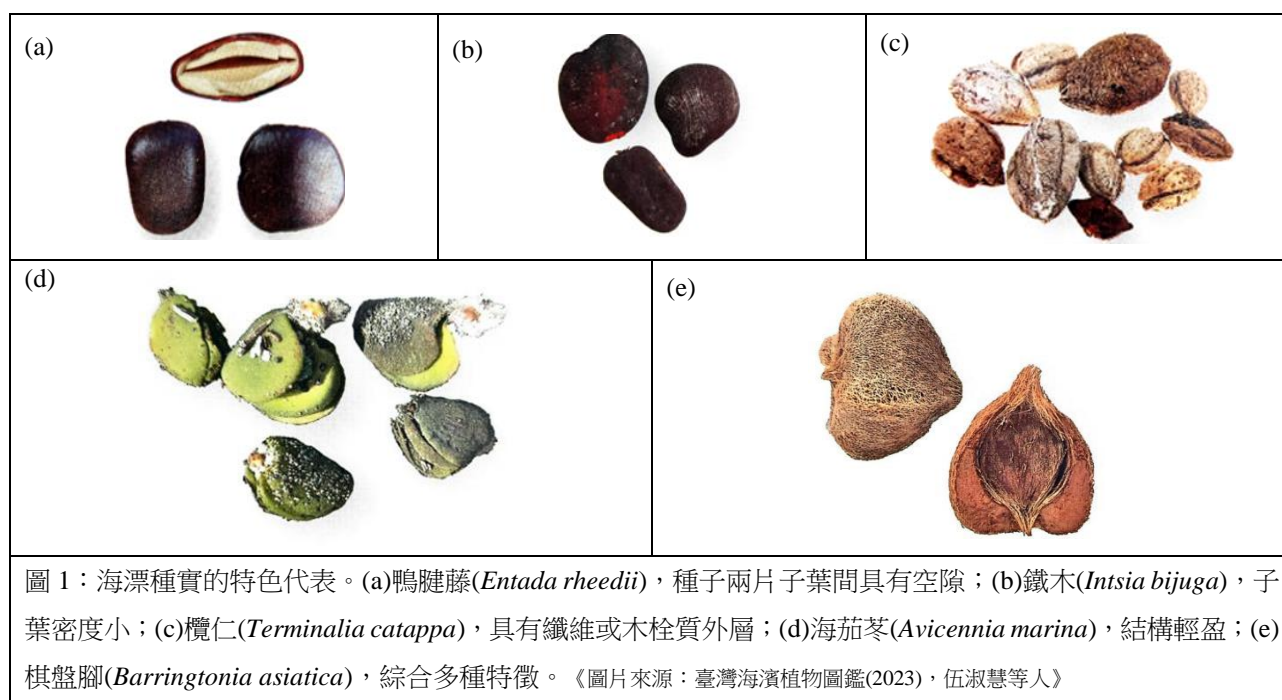
偶然有機會認識到銀葉樹，對其果實具有龍骨狀突起又能於水面上漂浮的特性感到好奇，進一步追查文獻才知道原來全世界有許多海濱植物會靠海漂繁殖體來傳播族群，因而啟發我們想以銀葉樹為例，探討海漂種實進行族群傳播的奧秘。

二、文獻回顧

海漂植物是一群果實、種子、胎生苗或繁殖體能透過海流傳播的植物類群，能藉由海流動力達到族群傳播的效果。大部分海漂植物屬於熱帶性植物，主要分布於印度洋和西太平洋範圍內的海岸區，普遍認為這些植物具有促進海岸結構穩定、維持海洋偏遠島嶼生物多樣性...等生態意義（A. Cuenca-Lombrana, M. Fois & G. Bacchetta，2024）。

全世界雖僅約 0.1%的陸生維管束植物具有海漂能力，但探討海漂植物的傳播卻具有相當重要的保育價值。曾有研究從台灣本島、綠島、蘭嶼、金門、香港及西表島等多處樣區地採集海茄苳(*Avicennia marina*)、水荳花(*Pemphis acidula*)、銀葉樹(*Heritiera littoralis*)三種海濱植物樣本，發現三者的遺傳多樣性各有差異，推測應與不同物種的繁殖體對海漂適應性不同有關：越快腐爛沉降者傳播不遠、越能維持漂浮者較能遠播，因而導致族群分佈範圍各不相同。然而，這些海漂植物一旦再受到地理隔離或洋流走向限制，就將影響不同族群間的基因交流機會（鄧書麟，2015）。另有研究指出，太平洋東部因島嶼稀少、不利生物登陸，會嚴重阻礙海漂物種的擴散（Gunn, R Charles，1976）。未來，人類開發、氣候變遷或自然災害所造成的海岸棲地破碎化恐將更限制海漂植物的傳播，因此若能深入了解海漂植物的傳播機制與海洋動力學的交互作用關係，將有助於其保育策略的制定（鄧書麟，2017）。

事實上，海洋潮流對陸生植物的傳播是一種隨機且失敗多於成功的過程，即使存活的繁殖體能到達海岸線，仍需克服環境鹽度濕度、土壤條件、棲地面積大小、競爭關係或動物攝食...等因素（Gunn, Charles R，1976），但可以確定的是，海漂植物要能長時間漂浮在海上，勢必需要具備一些特殊結構或組織以提升適應性。目前普遍認為種子或果皮內部有間隙、子葉密度小、具有纖維或具有兼具疏水性和堅硬度的木栓質外層、結構輕盈...等特色（圖 1），可能都是漂浮的關鍵（伍淑惠，2023）



在眾多海漂種實中，我們特別注意到銀葉樹這種錦葵科植物的果實，其外型橢圓、又有一片類似船隻龍骨狀向上突起的結構，整體就像一艘小船很容易漂浮於水面上。作為紅樹林伴生樹種，銀葉樹果實相較於其他植物更易隨水流動力進行長距離傳播，根據遺傳譜系分析顯示，來自東南亞的銀葉樹族群可隨洋流傳播至東非甚至太平洋島嶼，這種果實傳播潛能達「跨大洋級距」的現象，在植物界中是非常罕見的（Lo Duke et al，2014）。全世界的銀葉樹主要分佈於東非至澳大利亞等地區，臺灣則是從基隆、貢寮、宜蘭、臺東、恆春半島到離島的蘭嶼、綠島都曾有銀葉樹的分佈紀錄（廖仁滄，2012），然而兼具生態與藥用價值的銀葉樹，已由於過度採伐與棲地的破壞，造成族群在全球範圍內急劇減少（Shuguang Jian et al，2004）。臺灣的銀葉樹會與木麻黃(*Casuarina equisetifolia*)、黃槿(*Phellodendron amurense* var. *wilsonii*)、蓮葉桐(*Hernandia nymphaeifolia*)及水黃皮(*Millettia pinnata*)...等植物共同組成多層次的海岸林相，提供防風固砂、攔截鹽霧、生物棲息及碳匯等生態價值（陳財輝、韓明琦，2017）。然而，卻因當前海岸林面臨道路開發與工業區擴建導致棲地破碎化、邊緣效應促使外來種銀合歡(*Leucaena leucocephala*)入侵擠壓原生樹種生存空間（陳財輝、韓明琦，2017），使得目前銀葉樹自然族群僅剩東北角與墾丁兩區（中研院數位文化中心--臺灣生命大百科，2023）。

有鑑於鮮少有人深入探討海漂種實在海漂過程中的具體動態機制，我們因此想藉本次研究機會，以銀葉樹果實為例分析其生物結構特色，並與果實於海漂過程中的各種可能情境進行狀態觀察，以釐清海漂種實適應海漂又能達遠距傳播能力的確切關鍵。希望成果能有助於

理解植物在逆境中的生存策略，進一步為海濱植物生態保育與多樣性研究提供新視角。

三、研究目的

- (一) 分析銀葉樹果實的形態與組成結構
- (二) 觀察銀葉樹果實於海漂過程中的穩定性
- (三) 比較銀葉樹果實隨海漂時長的變化性

貳、研究設備與器材

一、實驗設備

(一) 植物素材：

1. 對照組：銀葉樹(*Heritiera littoralis*)可漂浮於水面上的果實，取樣自臺灣南部多處樣區。
2. 實驗組：與銀葉樹同為海濱植物林相代表之一的大葉山欖(*Palaquium formosanum*)，一樣選擇可漂浮於水面上的果實和種子，果實取樣自花蓮北濱公園植栽區、種子取樣自臺灣南部多處樣區。

(二) 儀器裝置：

1. 結構觀察：

- (1) 外型與內部構造觀察：游標卡尺、電子秤、解剖顯微鏡(Nikon)、複式顯微鏡(Carton)
- (2) 種實抗性探討：紫外燈(Analytik Jena, B-100AP)、數位式電子定時器(PRO-WATT, MD-932)
- (3) 種實活性分析：電導度計(Wsensor, EZ9909)、烘箱(DENG YNG, DO 45)

2. 傳播實驗：

- (1) 水位上漲模擬：水盆(60cm*47.5cm*16cm)、不織布
- (2) 自然落水模擬、傳播模擬：水缸(206cm*57cm*31cm)、自吸式抽水機(雨露牌, 12V) 水管、直流電源供應器(Loko Power, DPS-5050)

二、藥品試劑：

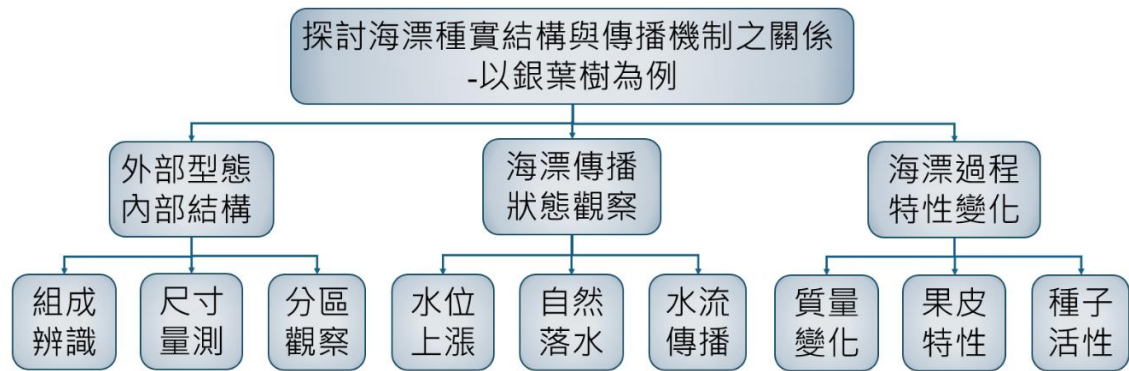
- (一) 建構海水環境：35‰氯化鈉水溶液(台鹽)
- (二) 測試種實胚胎活性：0.1% TTC 染劑(Servicebio, G1047-100ML)

三、實驗軟體

- (一) Excel：分析數據、繪製科學圖像的主要工具
- (二) ImageJ：分析種實表面疏水性（水滴接觸角）變化之輔助工具
- (三) Tracker：追蹤種實於水流中動態模式的影像工具

參、研究過程與方法

一、研究架構大綱



二、實驗相關說明

(一) 實驗種實型態與方位說明

銀 葉 樹 果 實	(a) 上 前 後 下	(b) L W	(c) H W
大 葉 山 欖 種 子	(d) 上 前 後 下	(e) L W	(f) H W

圖 2：實驗種實型態與方位。銀葉樹果實(a)方位說明、(b)長寬定義、(c)高度定義；大葉山欖種子(d)方位說明、(e)長寬定義、(f)高度定義。《圖片來源：作者自行拍照繪製》

(二) 實驗裝置說明圖

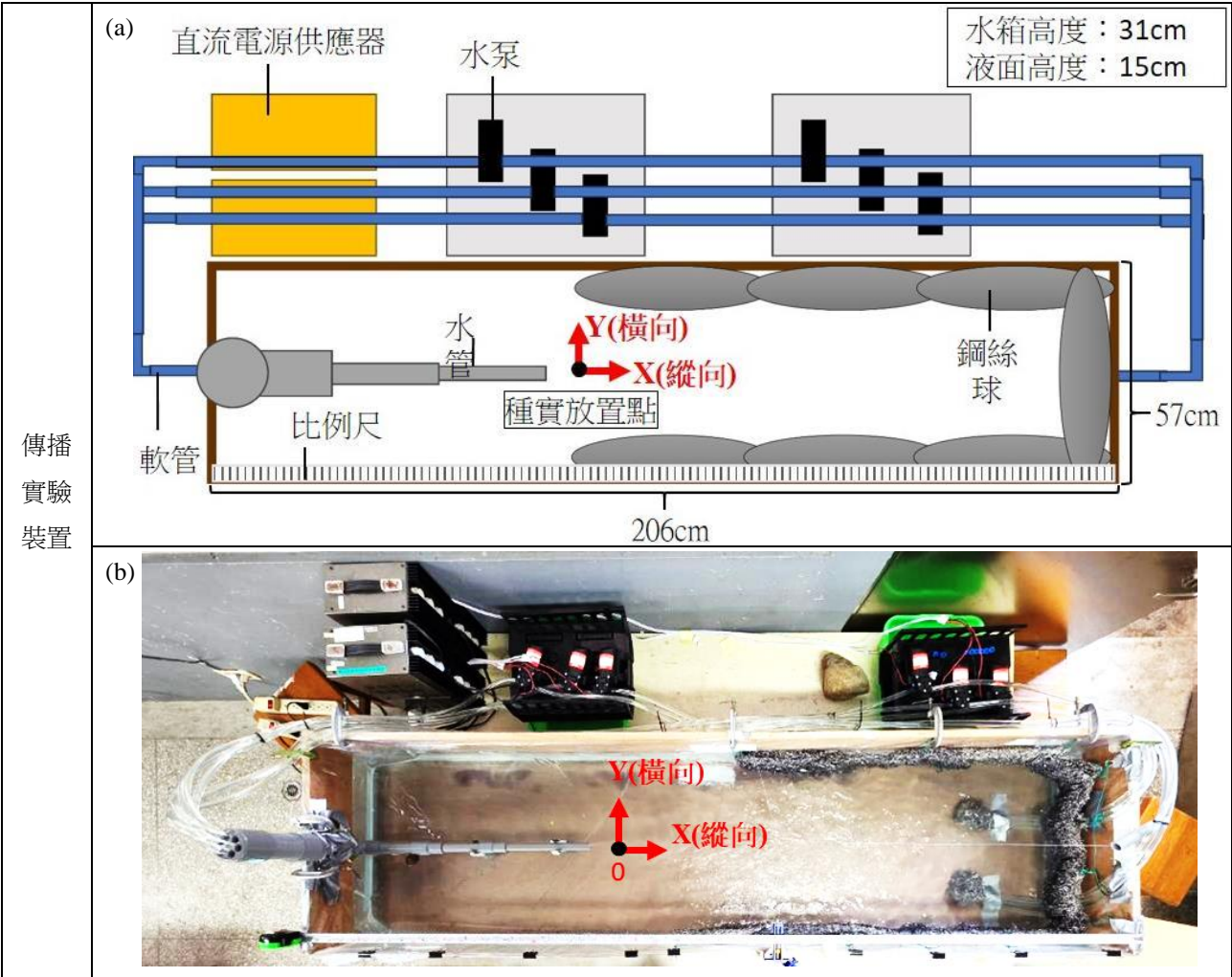


圖 3：水流傳播實驗(a)裝置示意圖（俯視）、(b)裝置實際照片（俯視）。《圖片來源：作者自行拍照繪製》

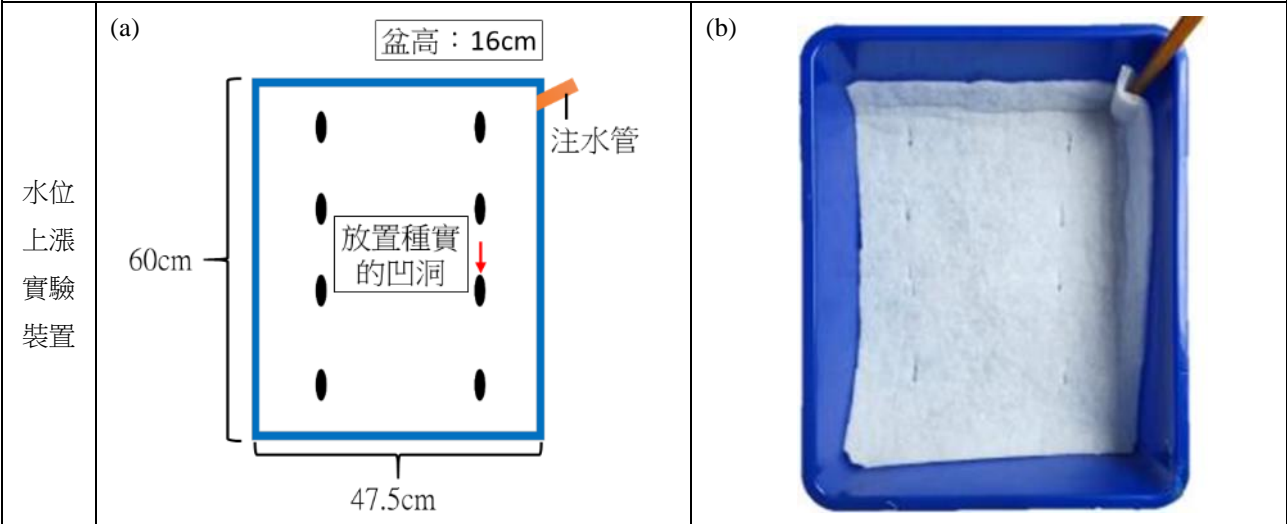
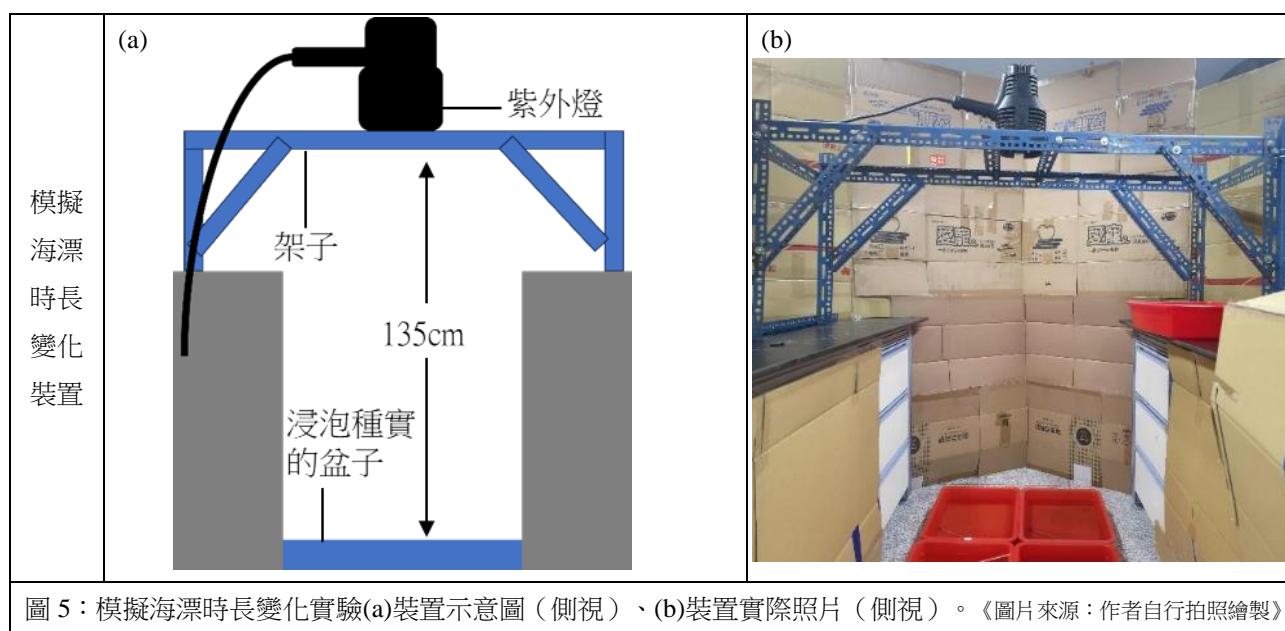


圖 4：水位上漲實驗(a)裝置示意圖（俯視）、(b)裝置實際照片（俯視）。《圖片來源：作者自行拍照繪製》



三、研究步驟與流程

（一）分析海漂種實的形態與組成結構

1. 樣本準備：隨機取樣銀葉樹果實（ $n=90$ ）及種子（ $n=20$ ）為觀察與數值量測對象，亦同時隨機選取大葉山欖果實（ $n=40$ ）及種子（ $n=90$ ）作為對照組。
2. 型態與細胞觀察：以肉眼觀察外部形態特徵及剖面樣態，再進一步以解剖顯微鏡放大觀察局部結構，並取樣部分細胞於複式顯微鏡下進行觀察並拍照紀錄。
3. 質量與尺寸量測：以游標卡尺測量種實的長、寬、高（定義如前），單位為公分(cm)。以電子秤測量果實的質量，單位為克(g)。
4. 種實密度量測：以排水法測量體積，將果實浸沒於裝水量筒內，水位變化即種實體積，單位為立方公分（ cm^3 ），接著利用密度公式（密度=質量/體積）計算密度。

（二）觀察海漂種實於海漂過程中的穩定性

1. 自然落水模擬：於傳播實驗裝置的水箱的靜止水面狀態下，將樣本的銀葉樹果實與大葉山欖種子各 90 顆（ $n=90$ ），以正向放置、反向放置和側向放置三種方位將種實距離水面 1m 高度自然釋放投入水中，模擬其在一定高度下從樹上落入水中，並觀察其浮起後的方位有何改變狀況，並計算各自方位改變之機率。正向、反向、側向的定義請參考圖 12 所述。
2. 水位上漲模擬：由樣本的銀葉樹果實與大葉山欖種子各 90 顆種實中，隨機選定 8 顆種

實先以正向放置於底部鋪有不織布的水盆中，由注水管以每秒 110ml 的流量注水進行模擬已落地之種實遇水位上漲而漂浮，重複操作 10 次，並觀察其浮起後的方位有何改變狀況，此時樣本數 ($n=80$)。更換原始放置方位分別為反向放置、側向放置，重複上述實驗，計算各樣本數下方位改變之機率。

3. 水流傳播模擬：由樣本的銀葉樹果實與大葉山欖種子各 90 顆種實中，隨機選定 8 顆種實，於流水裝置中出水口約 15cm 處以正向與反向 2 種方向釋放種實，於俯視角度錄下種實移動狀態，此時樣本數 ($n=16$)。重複上述操作 3 次，使用 Tracker 追蹤種實縱向 (x 方向) 與橫向 (y 方向) 之位移，分析種實之縱向平均速度 v 與橫向平均偏移量 y 。

(三) 比較海漂種實隨海漂時長的變化性

1. 建立實驗組與對照組：隨機取樣 140 顆銀葉樹果實作為第一實驗組，並另取 140 顆銀葉樹果實但於龍骨處劃一刀（深度穿過果皮但未達種子）作破壞以模擬損傷作為第二實驗組，亦取 140 顆大葉山欖種子作為對照組。
2. 長期海漂模擬：將上述所有種實以電子秤進行質量量測與紀錄後，全數置入配有模擬海水之 35‰ 氯化鈉水溶液中，並於上方投以紫外燈照射模擬日曬，連續放置 12 天。
3. 變化觀察：每隔 48 小時取樣實驗組與對照組隨機取樣 20 顆種實，此時樣本數 ($n=20$)，量測或觀察下列資訊：

- (1) 種實質量變化：取出種實擦乾外表水分後，以電子秤量測其質量 (g)，並與初始質量作比較，觀察隨海漂時長種實質量的變化率。

- (2) 種實表面抗性變化：由取樣的 20 顆種實中，再隨機取出 5 顆種實，擦乾外表水分後，以吃水線為分界於上、下兩部分的表面分別滴上數滴 5 μ l 水珠，拍照後以 ImageJ 軟體進行水滴與種實表面間的接觸角（如圖 6 之 θ 角），以評估種實表面的疏水抗性。每顆種實上、下兩部分共各分析 6 個角度，所以整體角度樣本數 ($n=30$)。

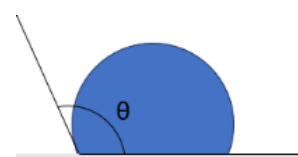


圖 6，水滴角測量示意

《圖片來源：作者自行拍照繪製》

- (3) 種子細胞完整度（電導度法）：

- a、電導度法原理：種子活力下降和細胞膜的損傷有關，當種子老化(aging)或劣變(deterioration)時，細胞膜易解體發生造成溶質外滲，因此測量浸種液的電導度可用以評估種子組織溶質滲出的程度。當浸種液的電導度值較高，表示有大量電解質

滲出，可視為低活力表現，而滲出量少者（電導度低）可視為高活力表現。ISTA 國際種子檢查規則已公告適用電導度法（Conductivity test）進行種子活力檢測的作物及其檢測方法，包括豆(*Pisum sativum*)、菜豆(*Phaseolus vulgaris*)及大豆(*Glycine max*)等豆科植物（許鑄云等，2015）。

- b、取出種實並以蒸餾水沖洗表面殘留之海水後，取出內部種子，再以 50ml 蒸餾水浸泡 24 小時（25°C）後，直接量測浸泡液中的電導度。

(4) 種子胚胎活性（TTC 法）：

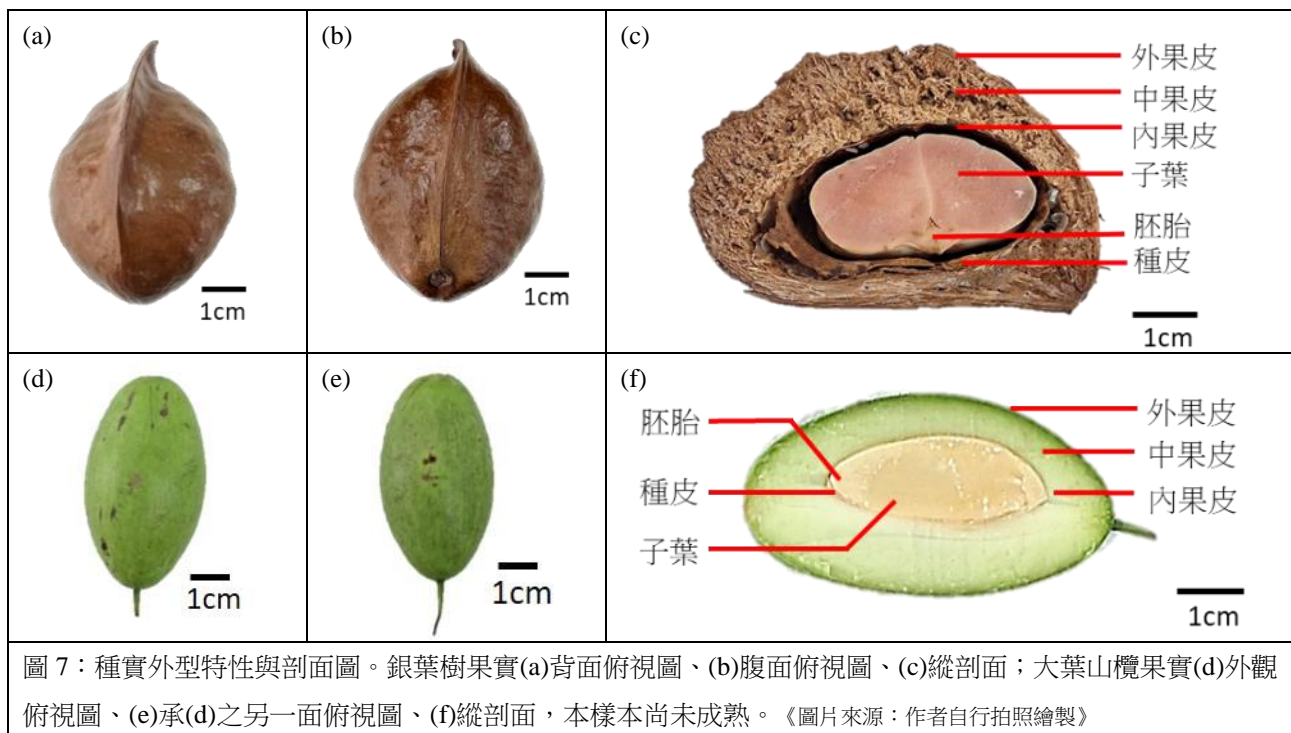
- a、TTC 法原理：TTC 檢查法（氯化三苯基四唑 triphenyl tetrazolium chloride，或簡稱 TEZ、TZ 法）是種子活性生化速測法的一種，整個檢驗過程在兩天內可以完成。其原理是以 TTC 溶液對種子的胚及胚乳組織進行處理後，在活細胞內的去氫酶會將無色的 TTC 還原為無法透過細胞膜的紅色化合物 triphenyl formazan，而死細胞內因缺乏去氫酶，因此不會有任何呈色反應。根據呈色組織在胚的位置以及佔整個胚的比率，還有呈色深淺的描述，進而配合種子生理學的知識，就可以判斷種子的死活（閻安琪等，1997）。
- b、將前述進行完電導度浸泡後的種子，保留胚胎部位切成約 0.1cm 厚的薄片，再置於 0.1%（TTC）溶液中反應 24 小時（37.5°C，暗處）。再次取出後，以蒸餾水輕輕沖刷表面殘留染劑，直接觀察胚胎與子葉處的呈色反應。

肆、研究結果

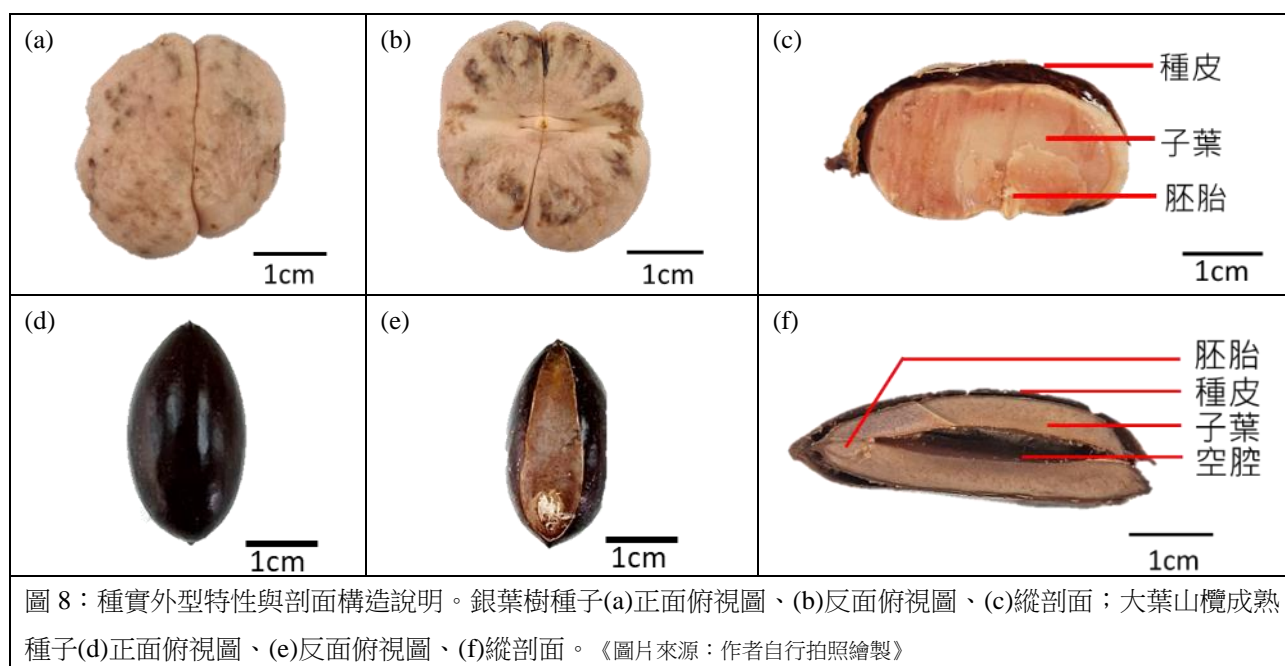
一、分析銀葉樹果實形態與組成結構

(一) 種實型態及多樣性分析

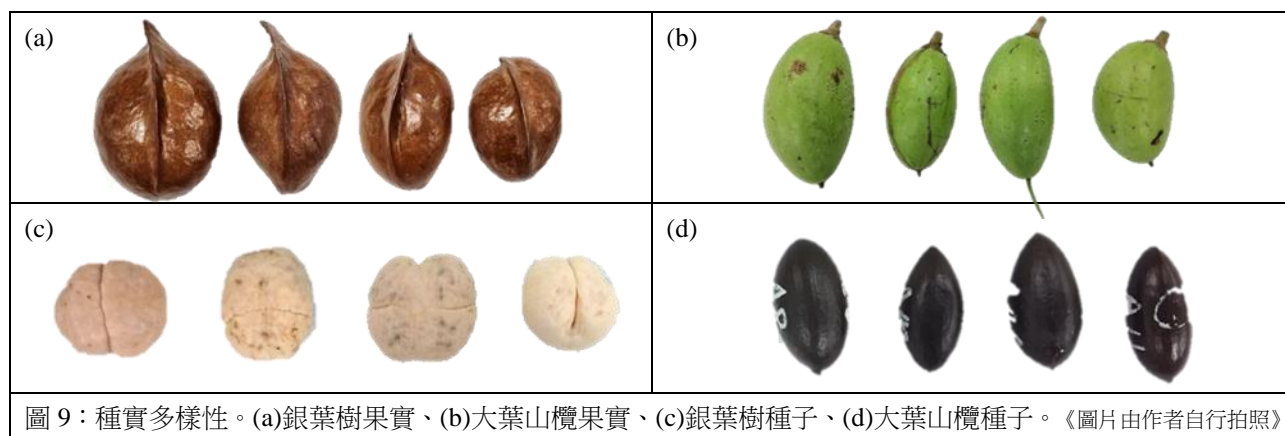
銀葉樹果實為堅果，果實外觀底盤寬闊，並由下往上逐漸收尖，最上方呈現似龍骨狀的隆起，凸出整顆果實；底部可見一條明顯、直接連接果柄且略為突起的腹縫線區域；整體果實具有木質感且質地堅硬（圖 7a、b）。果實縱剖後可見其中果皮相當厚實，由果柄處延伸出的纖維在靠近下方腹縫線處排列整齊且緊密，然而向上延伸至龍骨區域時，纖維排列漸趨疏鬆、呈現似海綿狀結構；種皮多與內果皮緊密黏合，種仁與種皮間則存有空隙（圖 7c）。大葉山欖果實為肉果，外形橢圓，目前所採集到的未成熟樣本表面仍呈青綠色且觸感光滑（圖 7d、e），預計成熟後顏色會變得較為深綠；果實縱剖後可見其中果皮為肉質且相當厚實，種皮也與內果皮緊密貼合，未成熟的種皮尚呈淡黃色、預計成熟後會轉為深咖啡色（圖 7f）。



銀葉樹的種子外形為扁圓形，表面顏色較淺，且具有不規則的紋路（圖 8a、b）。種子解剖後可觀察到種皮與種子本體間存在部分空隙，形成空腔（圖 8c）。大葉山欖的成熟種子則呈紡錘形，頭尾尖、中間圓胖，表面大多呈深色且觸感光滑（圖 8d）；在種子下方可見一區顏色較淺且觸感粗糙的區域，為種子胎座的痕跡（圖 8e）。種子解剖後顯示，其兩片子葉並非完全密合，中央亦會出現部分空腔（圖 8f）。



進一步觀察所有收集到的種實樣本後，我們發現其在形態上具有相當大的多樣性：銀葉樹果實在大小、寬窄、長短...等皆呈現多樣型態，果實上方的龍骨狀突起亦有突起大小、偏向位置（偏向左側或右側）...等差異（圖 9a）；相較之下，大葉山欖果實的型態則較為一致，彼此之間主要差異在長度與寬度（圖 9b）。而在種子方面，銀葉樹種子多樣性低，基本呈現扁圓形（圖 9c）；大葉山欖種子的多樣性集中在寬窄、長短以及大小等差異（圖 9d）。



(二) 種實尺寸特性

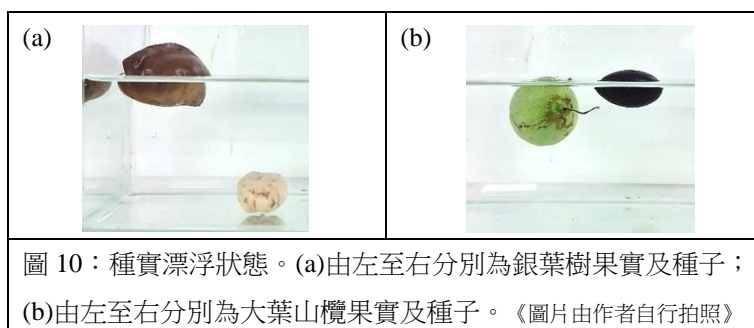
基於先前觀察到的種實型態多樣性，我們分別隨機取樣銀葉樹與大葉山欖的果實與種子，並進行種實質量、尺寸與密度等參數的量測分析。結果顯示，銀葉樹與大葉山欖果實在長、寬、高三個方向上的尺寸大致相當，但銀葉樹果實的整體體積略小。此外，在果實密度方面，大葉山欖的平均密度約為銀葉樹的 2 倍；相對地，種子的密度則呈現相反情況，銀葉樹種子的密度約為大葉山欖的 3 倍，且銀葉樹種子的整體密度高於海水，應會沉入水中。

表 1：實驗種實型態特性與尺寸

植物	漂浮體	長(cm)	寬(cm)	高(cm)	體積(cm ³)	質量(g)	密度(g/cm ³)
銀葉樹 (n=90)	果實	5.32±0.28	3.73±0.31	3.27±0.19	29.59±3.94	14.39±2.43	0.49±0.07
大葉山欖 (n=40)	果實	5.9±0.43	3.2±0.21	3.2±0.22	36.84±6.18	35.54±6.1	0.96±0.03
銀葉樹 (n=20)	種子	—	—	—	4.81±1.58	7.27±2.15	1.53±0.14
大葉山欖 (n=90)	種子	3.33±0.30	1.57±0.13	1.56±0.14	5.79±1.10	2.85±0.53	0.53±0.10

(三) 種實漂浮狀態

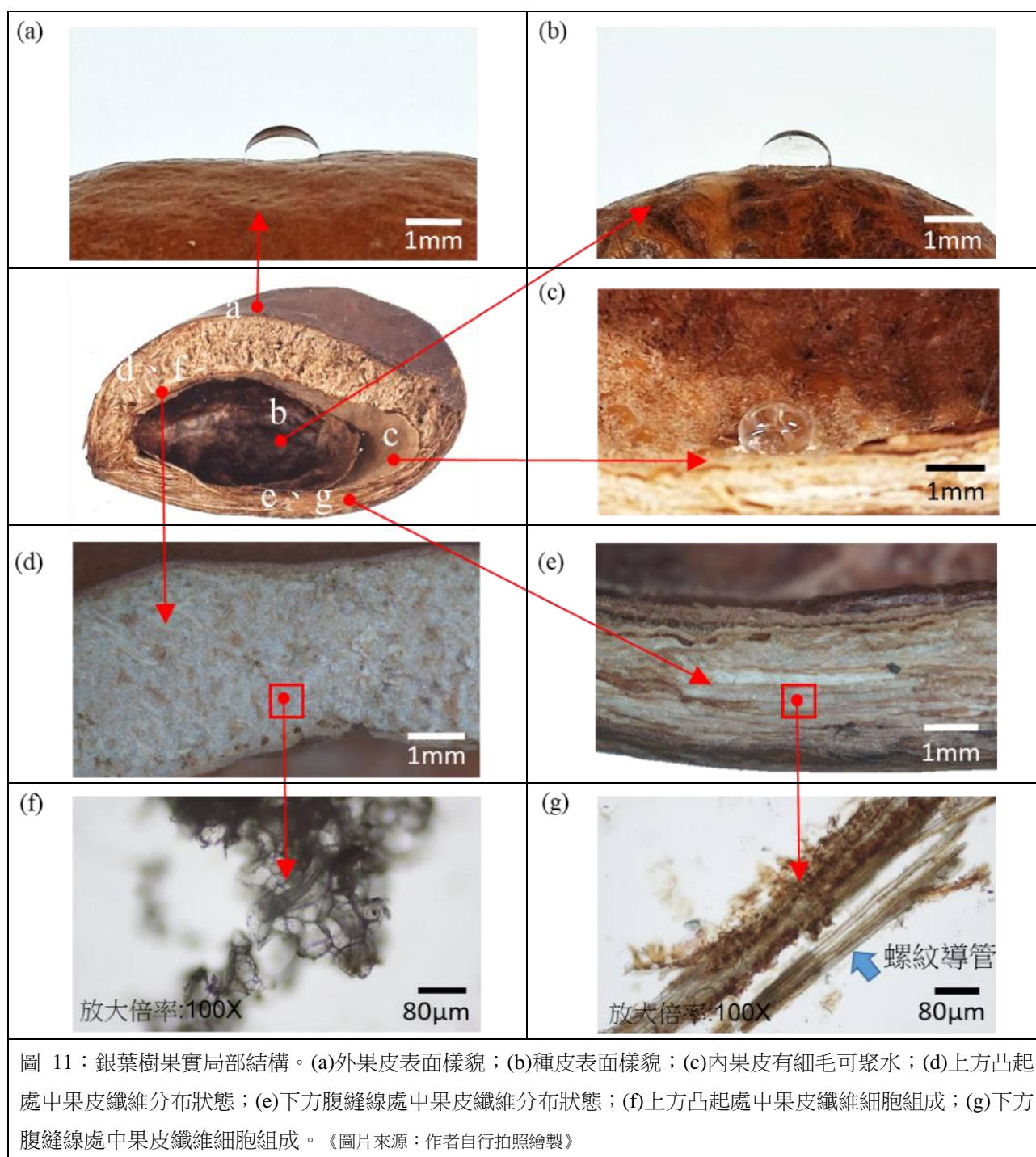
觀察種實浸泡在海水中的狀態發現，除了銀葉樹種子會直接沉入水底，而其餘三者（銀葉樹果實、大葉山欖果實與種子）皆可漂浮於水上（圖 10）。進一步觀察其於海水中隨



時長的變化。發現儘管大葉山欖果實在短期內未沉入水中，但於浸泡第 4 天後，其果實表面即出現腐爛現象，而銀葉樹果實則與初始狀況相同、毫無異狀。不過本次收集到的大葉山欖果實樣本尚未成熟，嘗試進行催熟後的結構與漂浮狀態初探詳情請參閱第 30 頁的附錄資料。

(四) 種實內部組成特性

由於銀葉樹果實與種子的漂浮能力迥異，我們因此針對銀葉樹果實觀察其局部細節特性。結果發現銀葉樹果實的外果皮雖具木質化且觸感光滑，但構造上其實有很多凹凸不平的溝槽（圖 11a）；內果皮則佈滿細毛，功能尚未確定，但經測試應具有疏水性（圖 11c）；種皮雖然薄脆，但也有可聚水的疏水性構造，表面一樣也有一些凹凸不平的痕跡（圖 11b）。最特別的是中果皮，組成均由木質化纖維所構成，但整體型態多為排列混亂、狀似吸水海綿充滿孔隙（圖 11d），惟下方腹縫線處有明顯排列非常整齊的纖維束（圖 11e）；改將纖維細胞置於複式顯微鏡下觀察，發現海綿狀纖維處細胞因排列雜亂導致不易分辨型態（圖 11f），但整齊排列處則有許多韌皮纖維、夾雜少量的木質導管（圖 11g）。



二、觀察銀葉樹果實於海漂過程中的穩定性

(一) 漂浮狀態說明

雖然大葉山欖果實具有漂浮能力，但於漂浮數日後即出現腐爛趨勢，又因實驗期間並非大葉山欖果實的自然結果期，我們最終未採用其果實進行實驗，而改以同樣具漂浮能力的種子進行後續觀察。首先，我們觀察銀葉樹果實與大葉山欖種子漂浮於水面的模式，發現至少可種實上方位置分出三種方位：吃水線以上、吃水線以下，或以側向漂浮等形式（圖 12）。我

們定義：銀葉樹果實龍骨狀結構朝上（在吃水線以上）為正向，於吃水線以下為反向，平行吃水線為側向；大葉山欖種子其胎座於吃水線以下為正向，於吃水線以上為反向，胎座平行吃水線為側向。初步觀察發現：銀葉樹果實正向、反向均能穩定漂浮，側向則較難穩定；大葉山欖則以正向與側向較為穩定，可知重心位置大致固定不變動。

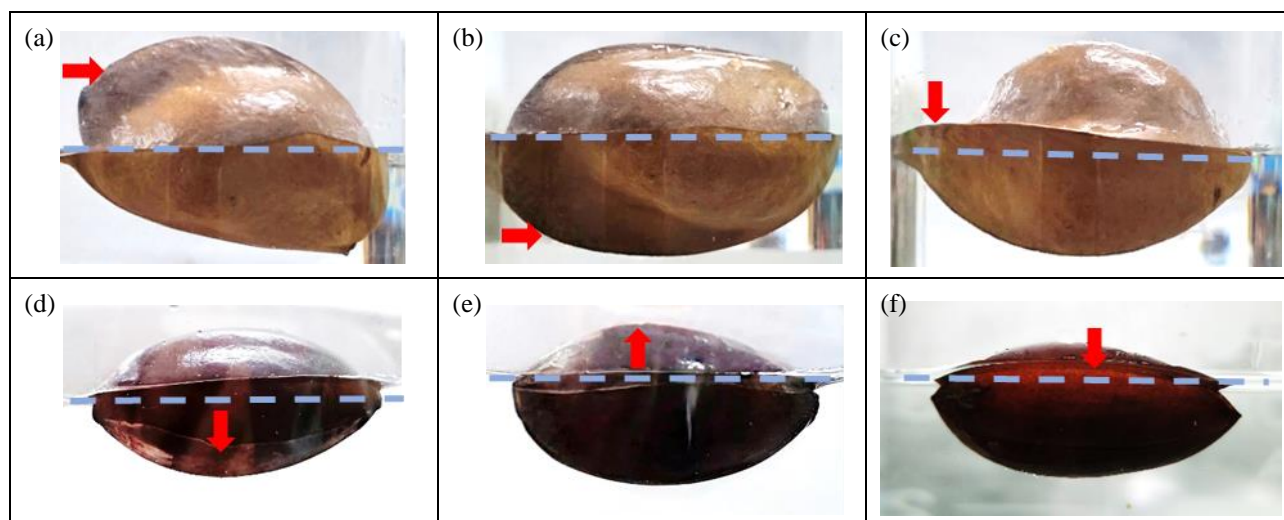


圖 12：種實漂浮狀態。(a)～(c)分別為銀葉樹果實朝上、朝下漂浮與側向漂浮的狀態，箭頭處表示表龍骨突起構造；(d)～(f)分別為大葉山欖種子朝上、朝下與側向漂浮的狀態，箭頭處表示胎座方位。《圖片由作者拍照》

(二) 種實密度分析

分析銀葉樹果實($n=90$)和大葉山欖種子($n=90$)的質量 $M(g)$ 與體積 $V(cm^3)$ 關係散佈圖（圖 13），可看出銀葉樹果實離散程度較大葉山欖種子分佈範圍顯著不同：前者體積多集中在 $20 \sim 40cm^3$ 、質量為 $9 \sim 19g$ ，後者體積集中在 $6 \sim 14cm^3$ 、質量為 $3 \sim 7g$ 。進一步將種實質量對體積作圖並分析出斜率（即為密度），得知銀葉樹果實與大葉山欖種子的線性迴歸斜率皆為 0.481 (g/cm^3)，代表兩者的平均密度接近且皆低於海水（以黑色線標示海水平均密度 $1.03(g/cm^3)$ ），說明兩者均能漂浮於海水上為合理現象。

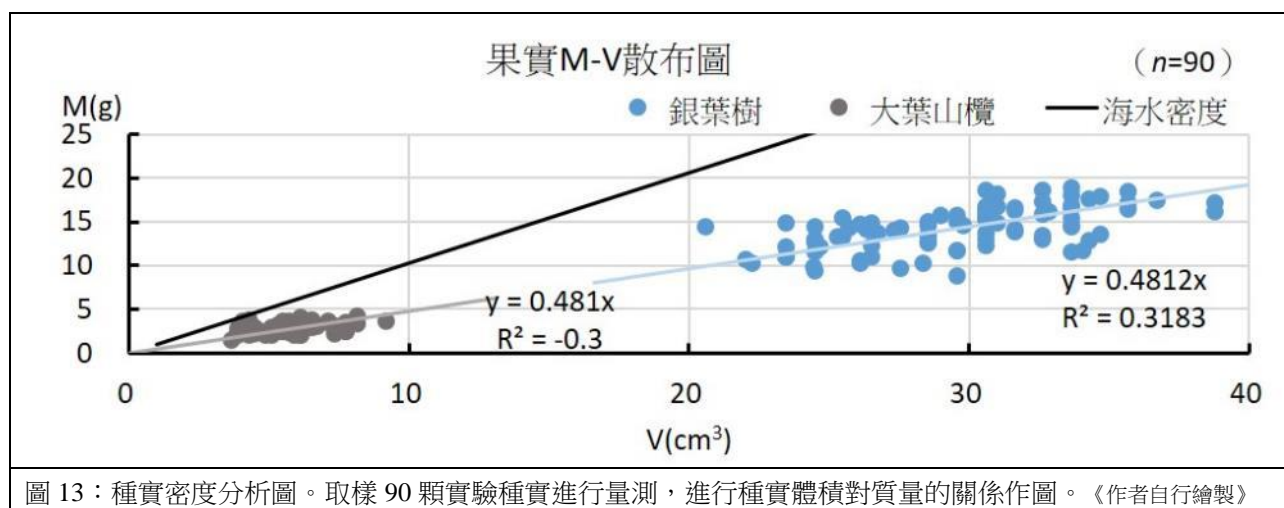
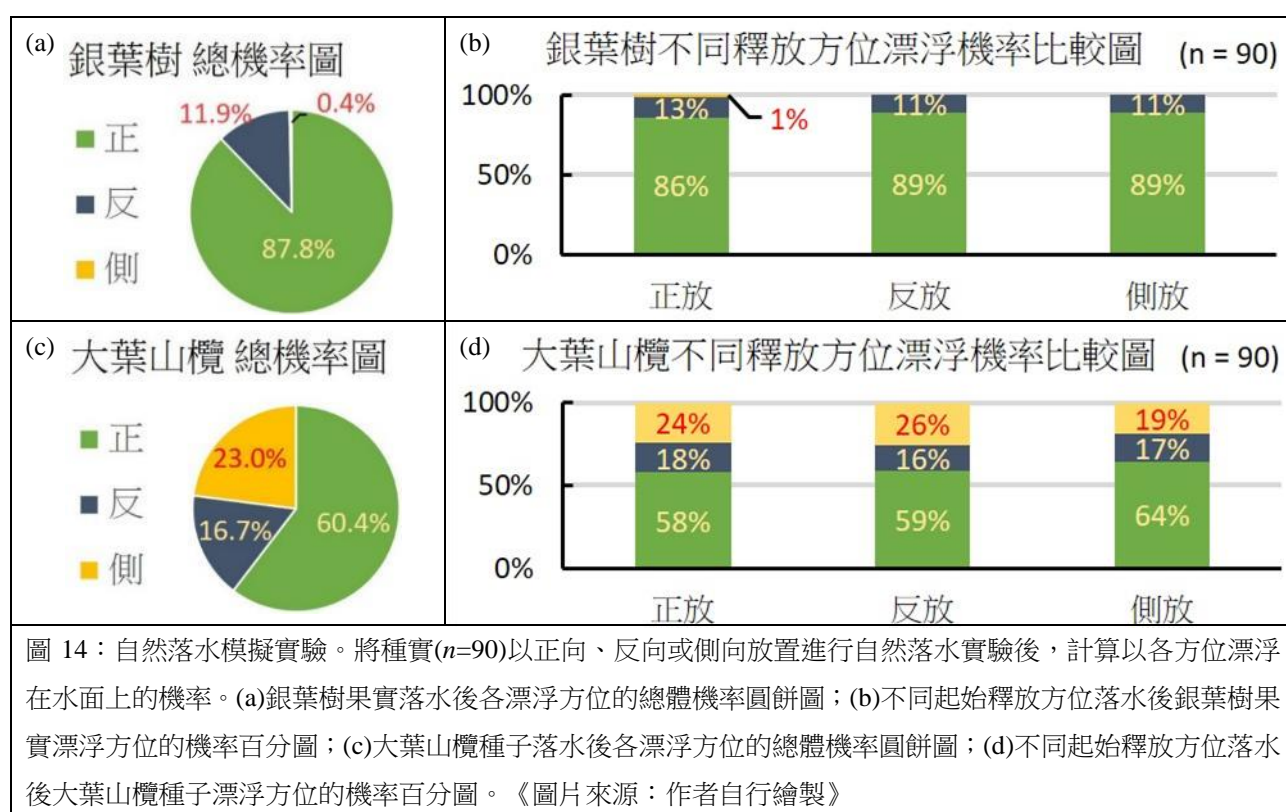


圖 13：種實密度分析圖。取樣 90 顆實驗種實進行量測，進行種實體積對質量的關係作圖。《作者自行繪製》

(三) 種實於海漂過程中的漂浮穩定性觀察

由於自然環境中的銀葉樹果實會在成熟後自然掉落，可能直接落入水中、也可能落在泥灘地上藉由漲退潮被潮水帶離母株而開始傳播，因此我們設計不同條件來模擬果實初始傳播的可能情境。首先模擬自然落水，我們從離水面 1 公尺高度落下實驗種實($n=90$)，並以前述正向、反向、側向作為起始釋放方位，各方位均占 33%。結果發現，不管銀葉樹起始方位如何，落入水中後整體會有 88%的機率以龍骨狀結構朝上之正向方位漂浮在水面上，且不同釋放條件也均能看到相同結果（圖 14 a、b）；反觀大葉山欖種子則僅 58%的機率以正向方位漂浮，反向與側向則各占約 1/5 與 1/4（圖 14 c、d）。



在模擬已落於泥灘地種實如何受水位上漲而漂起的情境實驗中，我們一樣使種實($n=80$)以各方向各占 33%作為起始放置，當水面上升使種實開始漂動時分析以各方位漂浮的總機率，再進一步探討原始放置方位是否影響其漂浮方向。實驗結果顯示，銀葉樹果實整體有 61%機率以龍骨狀結構朝上之正向方位漂浮在水面上，但與自然落水不同的是：初始放置為正向或反向的果實會維持其原本放置方向漂浮，但初始放置為側放的果實則有 83%機率翻轉為正向漂浮，接近自然落水之結果，顯示正向漂浮是銀葉樹果實較為穩定的漂浮方位，但反向型態仍具備靜態漂浮穩定性（圖 15a、b）。大葉山欖種子則是整體有 82%的機率以正向方位漂浮在

水面上，且初始放置在正向的種子會維持其原本放置方向漂浮，但初始為側放放置之種子則有 68% 機率翻轉為正向漂浮，僅 33% 仍維持側向漂浮，而反向放置之種子則僅有 14% 維持反向漂浮，與自然落水現象相符，可知正向漂浮是大葉山欖較為穩定的漂浮方位，但側向也具備一定的靜態漂浮穩定性（圖 15c、d）。

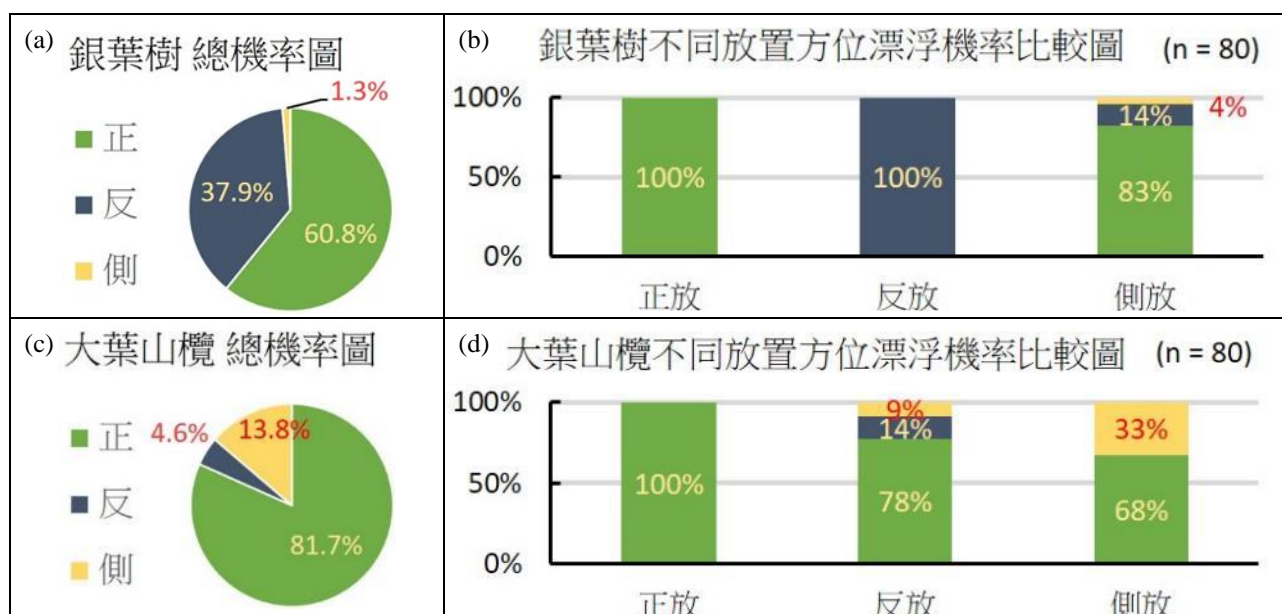


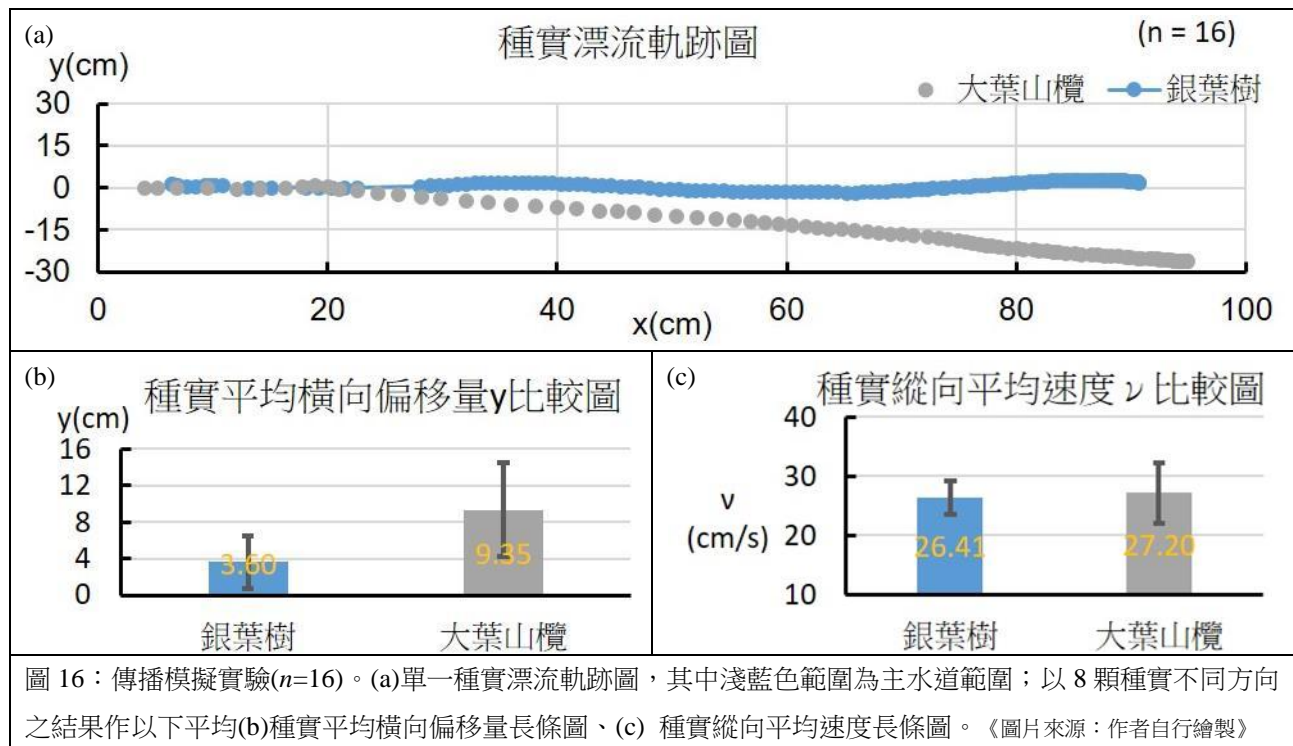
圖 15：水位上漲模擬實驗。將種實(n=20)以正向、反向或側向放置於棉布上進行水位上漲實驗，計算以各方位漂浮在水面上的機率。(a)銀葉樹果實各漂浮方位的總體機率；(b)不同起始放置方位之銀葉樹果實漂浮方位結果的機率百分圖；(c)大葉山欖種子各漂浮方位的總體機率；(d)不同起始放置方位之大葉山欖種子漂浮方位結果的機率百分圖。《圖片來源：作者自行繪製》

綜合上述兩組實驗情境，我們發現：在較小的擾動下（例如：水面緩慢上漲），銀葉樹果實能維持 2 種穩定的漂浮狀態；但當在較大的擾動下（例如：由高處落至水裡），果實則會大機率翻轉至正向（龍骨狀結構朝上）漂浮。反之，大葉山欖種子受較小擾動時具備正向漂浮的穩定度，但受到較大擾動後反而造成漂浮狀態穩定性變差。

(四) 種實於海漂過程中的傳播穩定性

同前述穩定性觀察實驗中所使用的實驗種實，從其中各取樣 8 個大葉山欖種子和 8 個銀葉樹果實觀察其於水流中傳播樣態。藉由釋放種實於主水道（具備較為穩定流速之水流範圍）中並追蹤種實傳播軌跡後，我們發現銀葉樹果實與大葉山欖種子雖然都能藉由水流向縱向（x 方向）傳播，但銀葉樹能顯著穩定在水道中（圖中淺藍色範圍），大葉山欖卻容易橫向離開水道（圖 16 a），顯示銀葉樹果實受水流推動的傳播穩定性較佳。進一步分析所有種實的橫向偏移量 y（圖 16 b），可看出銀葉樹橫向偏移量約只有大葉山欖的 1/3，且由標準差線範圍可看

出不同大葉山欖種子偏移變異大，顯現其傳播穩定性不佳。再分析所有種實的縱向平均速度 v （圖 16 c），發現兩者平均速度差異不大，因兩者均漂流於水面上且密度相近，所以受到水流推動造成之傳播速度相近，但由標準差線範圍可看出不同大葉山欖種子速度變異較銀葉樹果實大，可能與大葉山欖密度範圍差異較大有關。



三、比較銀葉樹果實隨海漂時長的變化性

為了解海漂種實在海漂過程中是否能對海水鹽蝕與日曬有抗性以維持種子活性，我們將銀葉樹果實與大葉山欖種子置入海水環境中並照射紫外燈，紀錄種實隨海漂連續 12 天（共 288 小時）過程中所可能發生的變化，並新增一組以利刀破壞過的銀葉樹果實來模擬自然狀況下損傷果實進入海漂後的狀況。

（一）種實外觀變化

追蹤結果發現，所有實驗種實都會隨著浸泡海水時間越長而逐漸吸水，其中未破壞的銀葉樹果實主要會從果柄離層處吸水、並沿著下方腹縫線處向果皮其他處擴散，泡越久則會擴及到其他果皮部分但範圍並不大（圖 17a~c）。相反的，破壞的銀葉樹果實很明顯可見到吸水痕跡會擴及到整個吃水線以下區域甚至延伸到傷口處，打開果實後還會看到內部充滿水分（圖 17d~f）。而對照組大葉山欖種子則是完全吸飽水分，雖從外觀上看不出變化但打開種子後內部全是積水，應是胎座處具吸水力所導致（圖 17g~i）。










	海水浸泡前	海水浸泡連續 192 小時	
未破壞的銀葉樹果實	(a) 	(b) 	(c) 
破壞的銀葉樹果實	(d) 	(e) 	(f) 
大葉山欖種子	(g) 	(h) 	(i) 

圖 17：種實浸泡海水後的外觀變化情形。未破壞的銀葉樹果實(a)未浸泡海水前外觀乾燥、浸泡海水後(b)吃水線以上保持乾燥、(c)吃水線以下出現部分水痕；破壞的銀葉樹果實(d)未浸泡海水前外觀乾燥、浸泡海水後(e)吃水線以上於損傷處周圍出現吸水痕、(f)吃水線以下有大面積吸水痕；大葉山欖種子(g)未浸泡海水前外觀乾燥、(h)浸泡海水後整體外觀不變、但(i)胎座區域有明顯的吸水痕、種子內積水嚴重。《圖片來源：作者自行拍照》

(二) 果實質量變化

進一步量測種實整體質量 ($n=20$)，發現所有種實都會隨浸泡海水時間越長而吸水，因此質量逐漸增加。比較未破壞和破壞的銀葉樹果實，兩者在泡水 6 天 (144 小時) 內質量增加率在 20% 以內，但後者在泡水超過 6 天後質量增加率則上升至 30% 左右。對照組大葉山欖種子則因為種子胎座處會吸水，質量明顯持續隨浸泡時長而增加、並有接近飽和的趨勢 (圖 18)。不過所有樣本都有個體原始自然損傷差異，導致記錄過程中看到不同個體的吸水量並不一致。

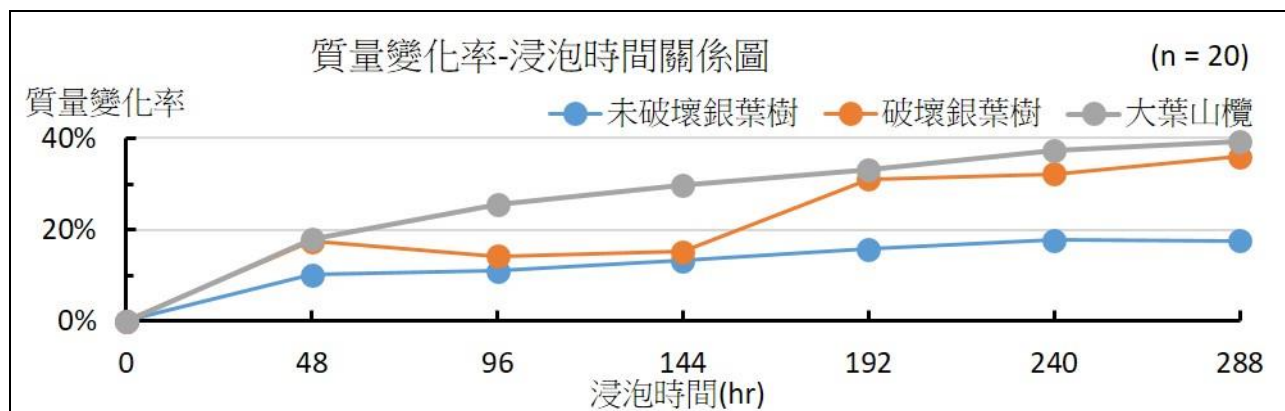
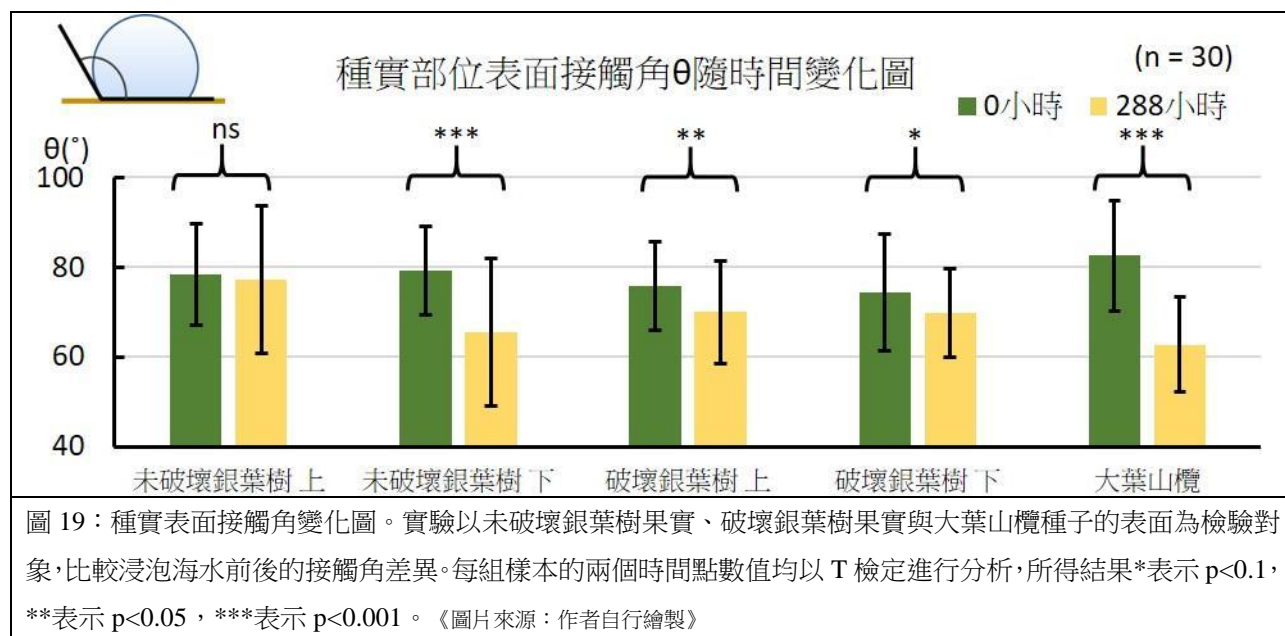


圖 18：種實隨海漂時長的質量變化率。橫座標為海水浸泡時間，縱座標為質量變化率，由樣本浸泡前後質量差對浸泡前質量的比值作百分比運算。《圖片來源：作者自行繪製》

(三) 種實表面抗性變化

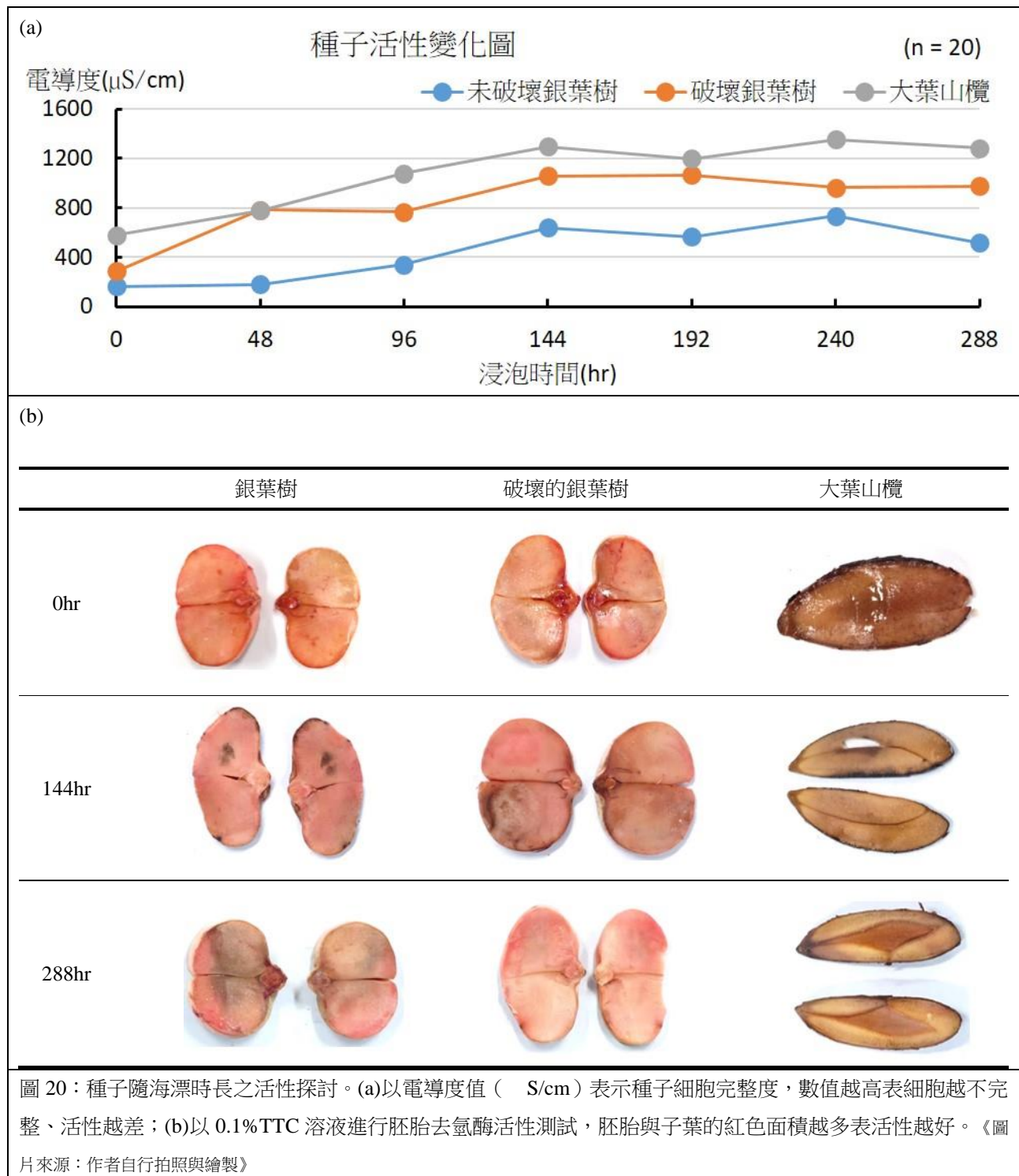
因結構觀察中發現果皮與種皮都具有疏水性特色，因此我們在本實驗中想透過水滴接觸角的量測來檢驗表面疏水性是否有變化，來觀察種實對海水鹽蝕與日曬的抗性程度，並將三種待測樣本分成吃水線以上、以下兩部分探討。結果發現（圖 19），未浸泡海水前三者的平均接觸角度都有 75~80 度左右，顯示表面具有一定的高疏水性，而且吃水線以上、以下差異不大；不過因種實表面非均質平面，水滴位置不同人為測量所得之數值差異性就會較大，故標準差也會達 10~15 度之間。但浸泡海水連續 12 天（288 小時）後，所有種實吃水線以下的接觸角會下降至 60~70 度之間，顯示表面疏水性開始變差。其中，大葉山欖種子表面的抗性衰減最具顯著差異，與未浸泡前相比接觸角的角度落差可達 20 度左右（ $p<0.001$ ）。



(四) 種子活性變化

由於海漂種實是藉由海流傳播子代，種子勢必需於海漂期間保持活性才能達到族群繁衍效果，我們因此想藉由檢測種子細胞完整度以及胚胎活性兩種方式，來確認實驗種實於長期海漂過程中的狀況。首先，利用電導度計量測種子細胞完整度，發現銀葉樹果實種子在未浸泡海水前的初始數值約落在 250~300S/cm，大葉山欖種子則落在 500S/cm 左右；隨海漂時間越長，三者電導度均會逐漸增加，表示有細胞萎縮流出滲漏液而增加了電導數值。但破壞銀葉樹果實內的種子電導度從浸泡 2 天（48 小時）開始便急遽上升，至浸泡 6 天（144 小時）時電導度就接近飽和值，顯示種子應該在此時間點之後幾乎就因海水滲透壓導致細胞萎縮壞死。對照大葉山欖種子，其種子細胞完整度也在浸泡 6 天時幾近損壞（圖 20a）。

我們再以能與細胞去氫酶反應的 TTC 染劑追蹤種子胚胎活性，發現未破壞的銀葉樹果實即使泡了 12 天（288 小時）胚胎仍能保持活性，但破壞的銀葉樹果實在浸泡 6 天時還有些許活性表現（胚胎與子葉有出現紅色呈色反應）、浸泡 12 天就顯著失活了；至於大葉山欖種子，則在浸泡 2 天（48 小時）開始就完全沒有 TTC 活性反應並維持至實驗時間終了（圖 20b）。

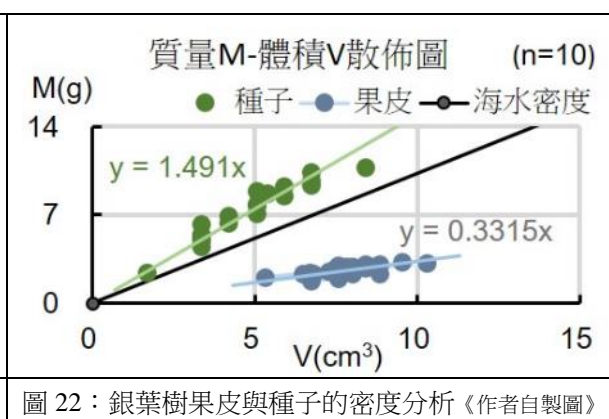
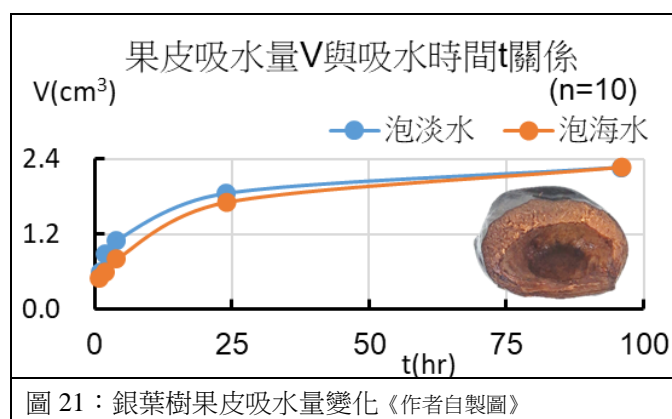


伍、討論

一、海漂種實的結構特色密切影響其漂浮的能力

本次研究發現銀葉樹果實和大葉山欖果實的密度雖然都小於海水，但前者明顯比後者較能長時間穩定漂浮於海水中，應與銀葉樹果實本身的幾個特殊結構性有關：

- (一) 銀葉樹果實由外到內具多層疏水性構造。本研究顯示外果皮具革質與硬度、中果皮有阻止水分快速滲入的特性（圖 21）、內果皮雖尚未知其確切功能但聚水性極佳，連種皮都具有疏水性。從外到內多道疏水性關卡，我們認為應該都是保護種子免於被海水滲透鹽蝕所演化出來的適應力，對於遠距傳播過程中保持子代活性至關重要。相較之下，大葉山欖果實浸泡於海水才 4 天就會腐爛、種子也會因海水滲入而使胚胎失活，沒有足夠的長時間抗性適應遠距海漂。



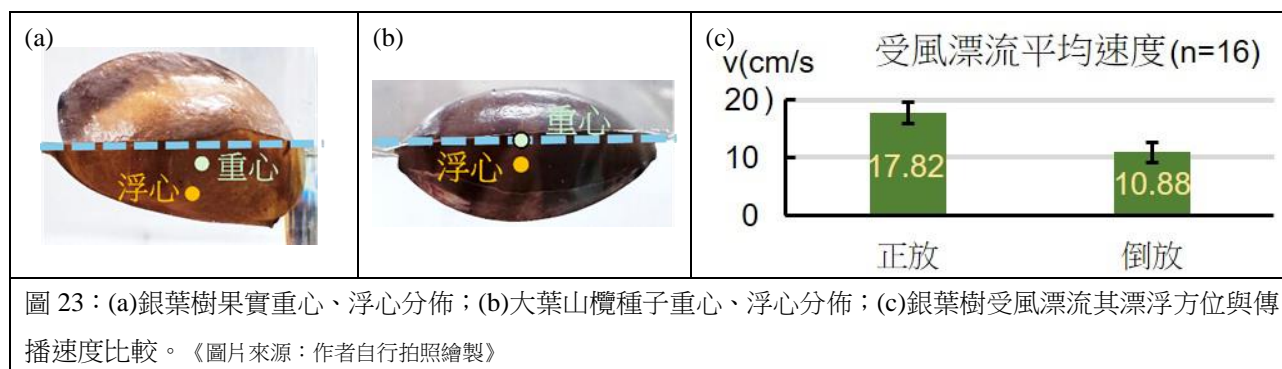
- (二) 中果皮的儲氣能力與低吸水力有助於保持果實漂浮。銀葉樹的種子本身因密度遠高於海水不具浮力，因此真正使果實能夠漂浮的關鍵為果皮（圖 22）。特別是中果皮大部分都由棉絮狀、不規則排列的木質纖維構成，這類纖維富含空氣間隙，能提供浮力，即使不慎讓海水進入果實內部，此處纖維仍會因吸水性低、不易泡水膨脹，使果實整體維持輕盈避免整顆沉沒。相反的，大葉山欖果實雖然泡海水泡到腐爛了還能維持漂浮，但經觀察顯示果實內部積水嚴重，我們認為這個漂浮應該是因為整體密度與海水接近而不致沉降、並不具真正提供浮力的相關構造。因此，銀葉樹果實特殊的生物結構應該是即使體積大、尺寸變異度也大，都還能保持整體密度小於海水的關鍵。

二、海漂體型態是否穩定影響其倚賴洋流進行遠距傳播的潛力

雖然實驗期間未能採樣到成熟的大葉山欖果實，我們在探究海漂體遠距傳播潛力時只能

先以大葉山欖種子作為對照。然而我們認為：越能穩定海漂體方位不易翻滾打轉、越能順主水道漂浮不易偏離者，應該會比較有利於縮短航行以提升傳播效率。這點，我們觀察到銀葉樹果實相較於大葉山欖種子，完全具有符合上述潛能特性：

- (一) 銀葉樹果實的結構組成特性，可使其受水流推動較為穩定。我們觀察到果實腹縫線處的纖維束明顯排列緊密，又正好是種子主要座落方位，共同影響重心分佈可集中偏下方。又根據觀察，銀葉樹果實浮心相較於大葉山欖種子更偏向果實下方、且在吃水線之下（圖 23a、b），因此在漂浮穩定性實驗中，銀葉樹果實受到擾動後以正向漂浮的機率明顯較高，大葉山欖反而減少正向漂浮機率（圖 14、15）。由此可知銀葉樹種子與果皮的相對位置與結構造成其具備穩定漂浮的條件。

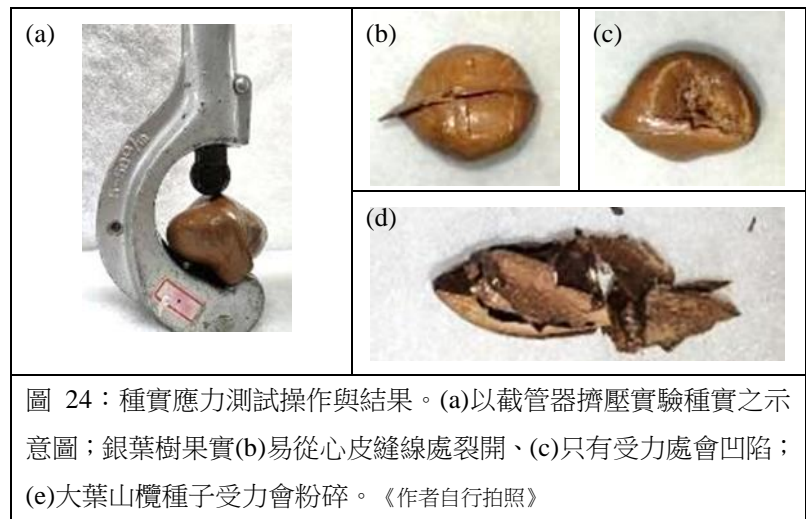


- (二) 銀葉樹果實的果柄部位可能扮演微型穩定器的角色，因為我們觀察到果柄處纖維具有一定的吸水能力，能透過毛細作用將水分緩慢傳導至果實底部纖維區，產生自然吃水的效果。這樣的設計與船隻的底艙吃水機能相似，有助於將果實下沉一小部分以增加穩定性，減少翻覆風險。此假設將有待進一步文獻探查與實驗設計進行驗證。
- (三) 曾有文獻提出，水力傳播種實若能「穩定沿主要水流方向漂移」，其分布擴張效率顯著提升（Maurel et al, 2010）。我們發現銀葉樹果實在流水環境下的移動狀態明顯比大葉山欖種子快速且不易偏移，確實符合過去研究指出其具備跨洋級傳播的可能性。因此我們認為，海漂種實若能快速並順著各種海流穩定前行會對其族群的散播越有幫助，其中快速有助於(1)增加種實到達遠方新棲地的機率、(2) 減少在海上漂流期間的損耗（例如：被海水浸泡導致活性下降、被海鳥啄食等）；順海流的穩定性有助於(1)讓種實較精確地沿著洋流主流移動不易偏移，可避免被繞回原棲地或困在近岸漩渦區、(2) 提高種實抵達生育地的機會。

(四) 也有文獻指出，海漂植物的傳播除受到水流動力影響，也可能利用風力作為移動能量，能善用大自然力量複合出最有利的海漂適應方式就會最利於族群繁衍（Tom Van der Stocken and others，2019）。我們確實初步發現，只要有微風吹過銀葉樹果實就會有非常明顯快速向前行的特性（圖 23c），我們認為可能與其龍骨狀突起為受風處有關，未來有待進一步驗證以釐清銀葉樹果實是否具備風力水力複合式傳播特性。

三、要能達到遠距傳播的海漂體，必須要堅固且對環境有抗性。

(一) 我們在實驗初期曾為了探測銀葉樹果實和大葉山欖種子硬度有何差異時，嘗試拿水管截管器擠壓兩者，結果發現銀葉樹果實不僅觸感堅硬、抗壓性也比較好，反而大葉山欖種子則會直接碎裂到連種仁都損毀。這



表示銀葉樹果實在漂流過程中很明顯較大葉山欖種子有承受撞擊或動物咬傷之風險（圖 24），對於遠距傳播的過程中可具有比較好的保障性。

(二) 有研究指出，銀葉樹果實在成熟後期，角質、蠟質合成相關基因會大量表現在外果皮處使海水不易滲入（Wang et al，2024），本次研究中我們確實發現銀葉樹果皮在長時間日曬模擬與海水浸泡的環境下，非吃水區仍能保持有效疏水性，就算是長期吃水區也不致出現劇烈損害，種子活性能維持長久；就算果實受到損害，多道疏水性關卡可能還可以延緩胚胎失活時間、爭取子代抵達生育地發芽的機會。相較之下，大葉山欖果實明顯欠缺有力的抗性、種子更會直接吸收海水導致種仁內積水胚胎完全失活，不可能在遠距傳播、長期海漂期間還有辦法存活至生育地。因此我們認為，銀葉樹比起大葉山欖，其繁殖體從生物構造上就有更適應遠距海漂的能力。

四、綜合討論

綜合以上實驗結果與討論，我們認為海漂種實要從落水至遠距傳播的歷程，應會有需要利用生物特性克服環境逆境的數個階段。以銀葉樹果實為例說明如下：

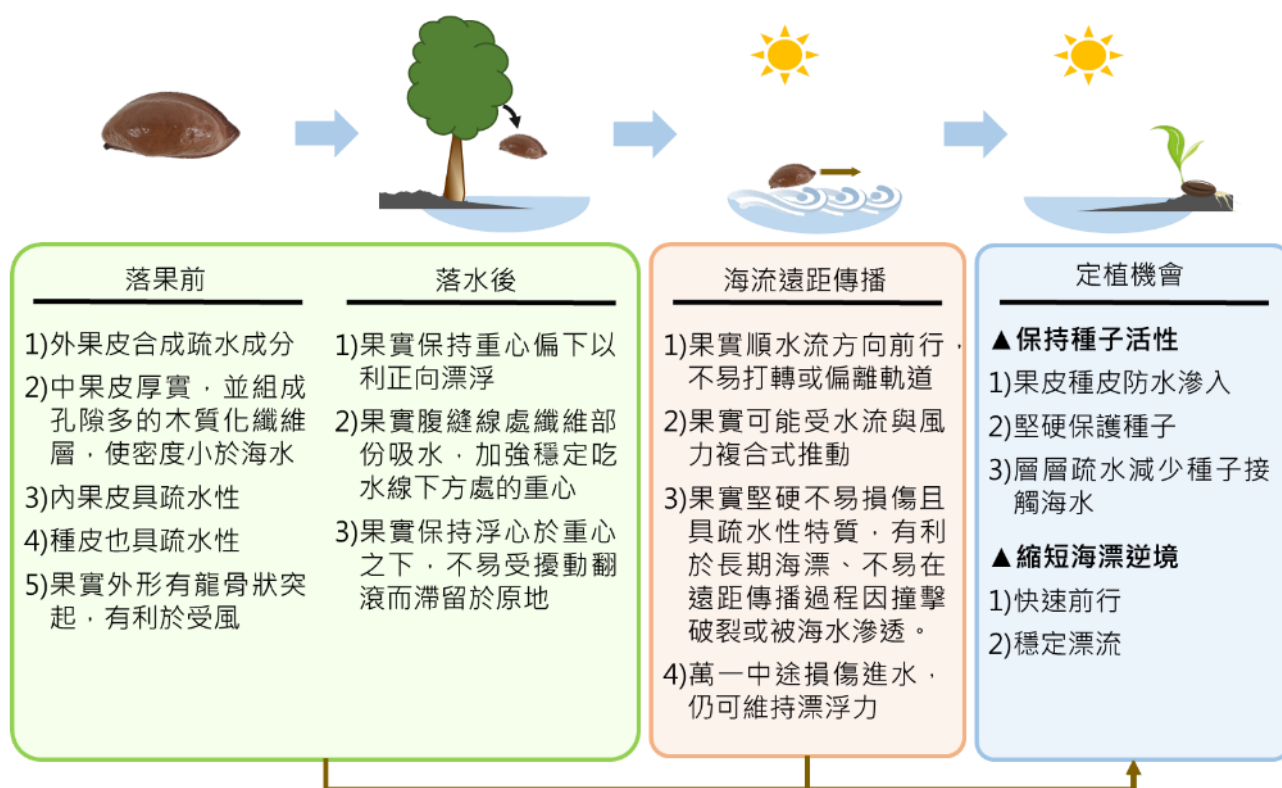


圖 25：以銀葉樹為例，說明海漂種實於遠距傳播期間所需面對的各階段性困境與適應力。《本圖為作者自行繪製》

對於能遠距傳播的海漂植物而言，我們透過認為所有海漂繁殖體於生活史期間，都需階段生長準備、適應落水、順應海流推動及遠距傳播、保持上岸定植能力等階段（圖 25），透過本次研究我們認為生物結構的組成特性確實深深影響遠距海漂力與定植活性維持力。未來若能增加植物多樣性與海洋動力情境的多元性模擬，將可延續本次研究模式之建立，更進一步了解海漂植物進行傳播上的生物演化適應性與限制，以提供生態保育面向上的多樣觀點。

陸、結論

可進行遠距傳播的海漂種實相較於只能短距傳播者，結構上會有許多適應長期遠距漂浮與穩定傳播的特性。以銀葉樹果實為例：

- 一、海漂體整體密度需小於海水之餘，還需特化出可提供浮力的儲氣空隙，例如：中果皮內不易吸水的纖維分佈特性。
- 二、海漂體要有能穩定方位以及順水流漂浮的特質。銀葉樹種子分佈位置與果皮特定區域纖維有局部吃水特性，有利於穩定浮心分佈，還可透過不易偏移、不易打轉、不易翻滾等特性來縮短航行時間以提升傳播效率。
- 三、要能適應遠距傳播的海漂體，必須具有良好的環境抗性。只要銀葉樹果實保持未破壞無蟲害損傷，果皮都能保持對海水鹽蝕的疏水抗性，使得種子質量與活性都較不易衰退，再加上堅硬的外殼，共同保持其漂浮力及定植能力。

柒、未來展望

一、生態面向

- (一) 改變研究對象，增進對不同海漂植物海漂適應力的了解。
- (二) 在傳播實驗中加入海浪、海流（如：離岸流）與不同季節風吹等各種因素或情境，來觀察海漂種實的傳播情形。
- (三) 實地踏查海漂植物的棲地，找出台灣目前自然族群於族群繁衍、傳播或定植上的困境，以提供生態保育政策制定上更多的觀點。

二、演化適應力面向

- (四) 在後續的研究中可以追蹤不同海漂種實於海漂過程中的各種變化性，例如：質量變化、密度變化、疏水性變化、種子活性變化...等。
- (五) 未來擬進一步探討銀葉樹果實龍骨狀突起對海漂傳播的影響，也想以更多種海漂種實進行相同研究，以釐清種實結構多樣性與海漂傳播之間的關係

捌、參考文獻與附錄資料

- 一、 伍淑惠（2015）。灘梳—談臺灣海漂種實。林業研究專訊 Vol. 22 No. 6 P2-8
- 二、 伍淑惠、高瑞卿、張元聰（2023）。臺灣海濱植物圖鑑（增訂版）。晨星出版社 P412-436
- 三、 閻安琪、郭華仁、張鈞隆（1997）。一串紅種子的 TTC 活力檢定。臺灣之種苗，31 民 86.01-02 P15-16。
- 四、 鄧書麟（2009）。台灣與鄰近島嶼海茄苳、銀葉樹與水芫花族群遺傳多樣性之研究。台灣與鄰近島嶼海茄苳、銀葉樹與水芫花族群遺傳多樣性之研究
- 五、 鄧書麟、呂福原（2015）。臺灣與鄰近島嶼海漂植物之遺傳多樣性。林業研究專訊 Vol. 22 No. 6 P17-21
- 六、 鄧書麟、傅昭憲、張坤城、楊倩如、黃瓊逸（2017）。台灣與鄰近島嶼瓊崖海棠族群遺傳變異與親緣關係之研究。台灣林業科學 32（2）: 145-57,
- 七、 廖仁滄（2012）銀葉樹。國立自然科學博物館。取自 <https://reurl.cc/6Kog7y>
- 八、 許鐫云、黃玉梅（2015）。種子活力檢測技術介紹－電導度法、人工加速老化法、酵素活性測定法、sinapine 測定法。農業入口知識網。取自 <https://reurl.cc/5KjgvM>
- 九、 陳財輝、韓明琦（2011）。不同地區海岸林的營造與管理。林業研究專訊 Vol.18 No4 P10-12
- 十、 陳財輝（2017）。臺灣海岸的守護者—海岸林。林業研究專訊 Vol. 24 No. 1 P28-31
- 十一、 臺灣生命大百科（2023）。銀葉樹。中研院數位文化中心。取自 <https://reurl.cc/OYZkAr>
- 十二、 農業部林業及自然保育署（2023）。銀葉樹。取自 <https://reurl.cc/zq3WZ7>
- 十三、 植物多樣性資訊網（2012）。銀葉樹。取自 <https://reurl.cc/vQYgdN>
- 十四、 黑胡桃網路閣（2015 年 9 月）。海漂植物-銀葉樹之生命週期。取自 <https://pse.is/7qx6vm>
- 十五、 植物多樣性資訊網（2012）。大葉山欖。取自 <https://pse.is/7qx747>
- 十六、 臺灣生命大百科（2024）。*Palaquium formosanum* Hayata。取自 <https://pse.is/7qx76w>
- 十七、 黑胡桃網路閣（2011 年 9 月）。大葉山欖發芽紀錄。取自 <https://pse.is/7qx7cj/>
- 十八、 A. Cuena-Lombrana, M. Fois & G. Bacchetta（2024）。Gone with the waves: the role of sea currents as key dispersal mechanism for Mediterranean coastal and inland plant species。

- 十九、Gunn, Charles R (1976)。World guide to tropical drift seeds and fruits。New York :
Quadrangle。P3-15
- 二十、ShuguangJian、TianTang、Yang Zhong、Suhua Shi (2010)。Conservation genetics of
Heritiera littoralis (Sterculiaceae), a threatened mangrove in China, based on AFLP and ISSR
markers, from <https://pse.is/7qx7h8>
- 二十一、Van der Stocken, T., Carroll, D., Menemenlis, D., Simard, M., Lagomasino, D., & Koedam,
N. (2019)。Global-scale dispersal and connectivity in mangroves. Biological Reviews, 94(4),
1221–1240.
- 二十二、Tom Van der Stocken, Alison K. S. Wee, Dennis J. R. De Ryck, Bram Vanschoenwinkel,
Daniel A. Friess, Farid Dahdouh-Guebas, Marc Simard, Nico Koedam and Edward L.
Webb.(2019). A general framework for propagule dispersal in mangroves. Biol. Rev. , 94,
pp.1547–1575
- 二十三、Jiayan Wang, Wei Xie, Fa Si, Ziwen He, Xinfeng Wang, Shao Shao, Suhua Shi, and
Zixiao Guo.(2024). Evolution of sea-surfing plant propagule as revealed by the genomes of
Heritiera mangroves. The Plant Journal, 117, 432–448.
- 二十四、Renner, S. (2004)。Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents.
International Journal of Plant Sciences, 165(S4), S23–S33.
- 二十五、Van der Stocken, T., Carroll, D., Menemenlis, D., Simard, M., Lagomasino, D., & Koedam,
N. (2019)。Global-scale dispersal and connectivity in mangroves. Biological Reviews, 94(4),
1221–1240.
- 二十六、Van der Stocken, T., Vanschoenwinkel, B., De Ryck, D. J. R., Bouma, T. J., Dahdouh-
Guebas, F., & Koedam, N. (2015). Interaction between water and wind as a driver of passive
dispersal in mangroves. PLOS ONE, 10(3)
- 二十七、Lo, E. Y. Y., Duke, N. C., & Sun, M. (2014). Phylogeographic pattern of *Rhizophora*
(Rhizophoraceae) reveals the importance of both vicariance and long-distance oceanic dispersal
to modern mangrove distribution. BMC Evolutionary Biology, 14, 83.

玖、附錄

一、實驗植物簡介

(一) 銀葉樹

1. 學名：*Heritiera littoralis*
2. 科屬：錦葵科(*Malvaceae*)銀葉樹屬(*Heritiera*)
3. 自然分布現況：中國、東南亞各地、印度、大洋洲、非洲東部及台灣...等海岸處。
4. 型態特徵：
 - (1) 常綠喬木，成年樹的根基有明顯板根。
 - (2) 葉片互生革質，長橢圓或倒卵狀。幼嫩時紅色，成熟葉背面密披銀白色鱗片，故名之。
 - (3) 花萼鐘形，4~5 裂，內外密披毛，無花瓣。
 - (4) 果實扁橢圓形，木質化有光澤，背縫線上龍骨狀的突起，質輕、可藉海水漂送傳播。
5. 花期 4~5 月、果期 6~10 月。

		
銀葉樹樹型 《圖片來源：文獻十三》	板根特色 《圖片來源：文獻十三》	葉片型態 《圖片來源：文獻十三》
		
花型與花序 《圖片來源：文獻十三》	果串型態 《圖片來源：文獻十三》	發芽時，胚根從腹縫線處突出 《圖片來源：文獻十四》

▲上述資料與圖片來源：文獻十二~十四

(二) 大葉山欖

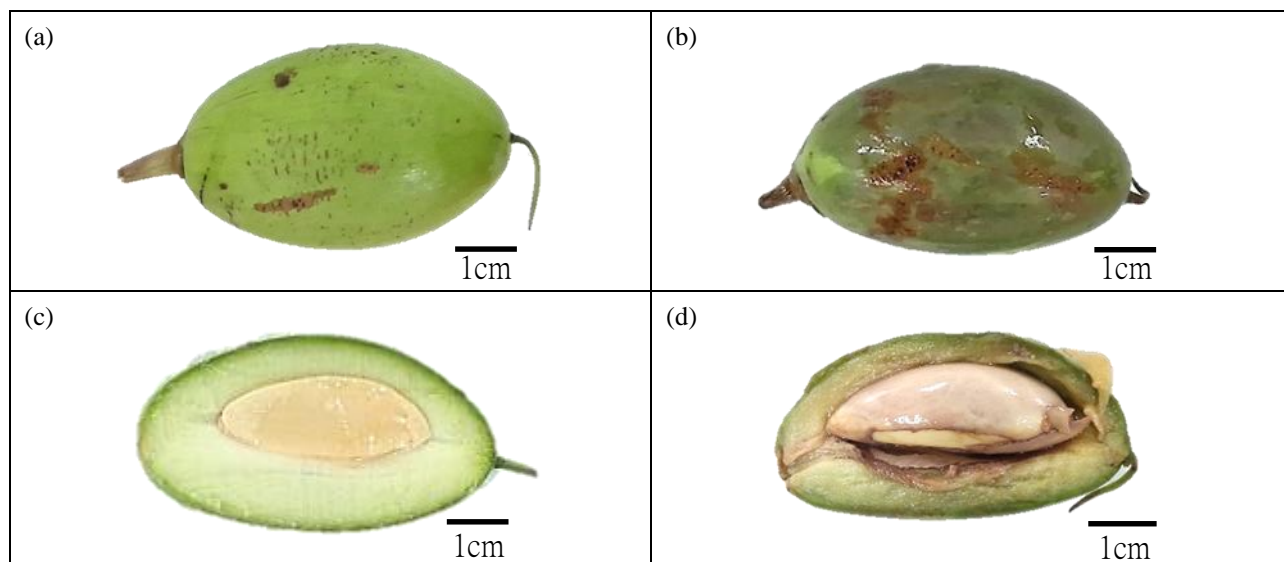
1. 學名：*Palaquium formosanum*
2. 科屬：山欖科(*Sapotaceae*) 膠木屬(*Palaquium*)
3. 自然分布現況：臺灣北部及南端海岸、蘭嶼、印尼、菲律賓。
4. 型態特徵：
 - (1) 常綠大喬木，高可達 20 公尺。
 - (2) 樹皮灰褐色具裂紋，枝條粗壯含乳汁，幼枝被紅褐色柔毛。
 - (3) 葉互生於枝端，長橢圓形，厚革質，全緣反捲，兩面光滑；幼葉具絨毛。
 - (4) 花白或淡黃，單生或簇生於葉腋，花萼六裂，花冠深裂，有香味，雄蕊 12 至 15 枚。
 - (5) 果實橢圓形，長約 3.5 至 4.5 公分，肉質，內含 1 至 3 枚種子，種子紡錘形。
5. 花期 11~1 月，果期 7~8 月。

		
大葉山欖樹型 《圖片來源：文獻十五》	葉片型態 《圖片來源：文獻十五》	花型與花序 《圖片來源：文獻十五》
		
果串型態 《圖片來源：文獻十五》	成熟果實與種子（落地） 《圖片來源：文獻十五》	發芽時胚根自尖端突出 《圖片來源：文獻十七》

▲上述資料與圖片來源：文獻十五~十七

二、大葉山欖果實狀態與海漂測試觀察說明

本研究截至目前為止（12 月～5 月）才遇到大葉山欖結果，但近日所採集到的果實仍尚未成熟（果實成熟期為 7、8 月），故狀態多為青澀硬挺（圖 1a）。與蘋果一起擺放進行催熟 5 日後，發現大葉山欖果皮會變成暗綠色且軟爛多汁、香氣濃厚（圖 1b）。進一步將果實縱切，可發現催熟後的果皮相比於未熟期軟爛多汁（圖 1c、d），但尚未能達到成熟種子種皮木質化且呈現深棕色的狀態，觀察期間部分果皮甚至已經開始發霉腐敗（data not shown）。



附圖 1：大葉山欖果實成熟度(a)大葉山欖果實未成熟外觀；(b)大葉山欖果實成熟外觀；(c)大葉山欖果實未成熟其縱剖面；(d)大葉山欖果實經催熟後其縱剖面。《圖片來源：作者自行拍照繪製》

進一步將大葉山欖果實浸泡於海水中以進行初步觀察時，發現果實浸泡 4 天後表面就會出現變色（附圖 2a、b），且果實有腐臭味、觸感明顯變得柔軟。以刀刀進行解剖觀察時，發現海漂 4 天後的果實已無法承受刀刀造成的壓力，導致軟爛果肉極易與脆弱外果皮分離而擠出（圖 2c）。此外，果皮可能無法抵抗海水侵蝕而滲入部分海水，因此按壓果實時會出現凹陷不易回復的水腫情形（圖 2d），明顯相較於未熟前果皮硬挺有彈性的狀態不同。



附圖 2：大葉山欖果實漂浮狀態(a)大葉山欖果實初始浸泡狀態；(b)大葉山欖果實第 4 天浸泡狀態；(c)大葉山欖果實第 4 天浸泡狀態縱剖面；(d)大葉山欖泡水後果皮凹陷狀態。《圖片來源：作者自行拍照繪製》

根據上述現象，我們推測：大葉山欖果實一旦遇海水浸泡，果皮性質可能會產生改變導致海水滲入內部影響種子活性。因此，雖不能排除大葉山欖的海漂傳播性，但海漂可能不是該植物主要拓展族群的方式。

【評語】 052101

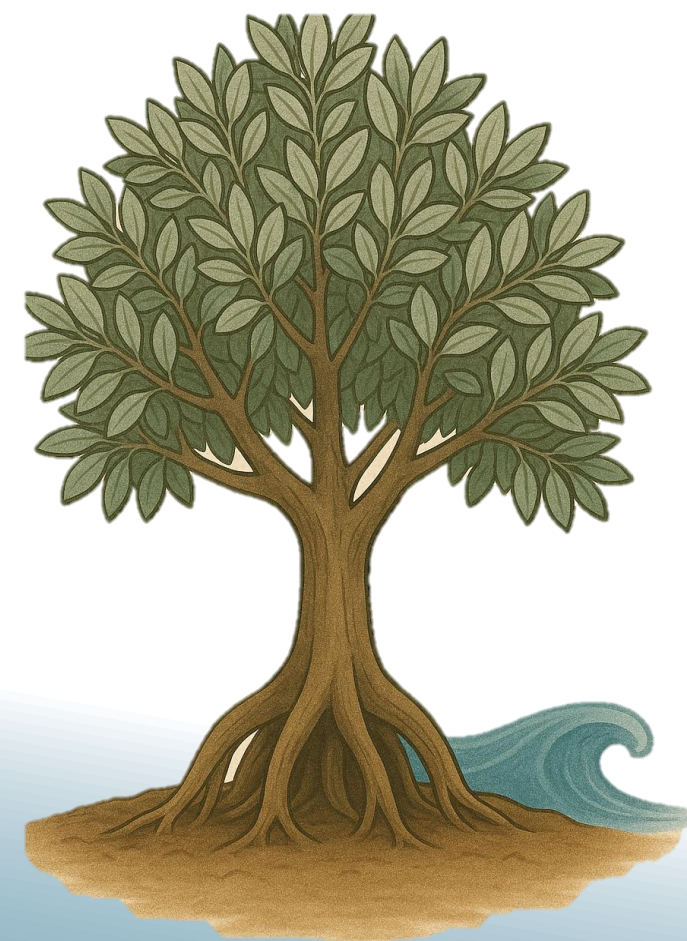
1. 本研究以銀葉樹為材料，探討其果實能成功作為海漂體並進行遠距傳播的原因。結果發現主要有四個因素(1)整體密度小於海水；(2)中果皮有許多儲氣空隙有助維持浮力；(3)中果皮纖維局部吸水性有利於穩定浮心；(4)果實有多層疏水性構造，有利於抵抗海水滲入以維持種子活性。
2. 本研究以型態構造分析為主，所得結果之推論對海漂植物海漂適應力的分析合理且有趣。如能加強考量在實驗室條件下進行之實驗結果及利用仿生模型，解釋在真實海洋環境(波浪、溫鹽變化、生物附著)中發生的結果，可讓作品更上一層樓。
3. 本研究設計簡單明確，研究內容撰寫清晰。
4. 因實驗室時程關係，大葉山欖是使用未成熟之果實或是單用種子與成熟之銀葉樹果實相互比較，如可使用成熟之大葉山欖果實，可讓結果更具對比性。建議多加詳述大葉山欖果實的特性和在此研究中被選為對照組之理由。

作品海報

探討海漂種實結構與

傳播機制之關係

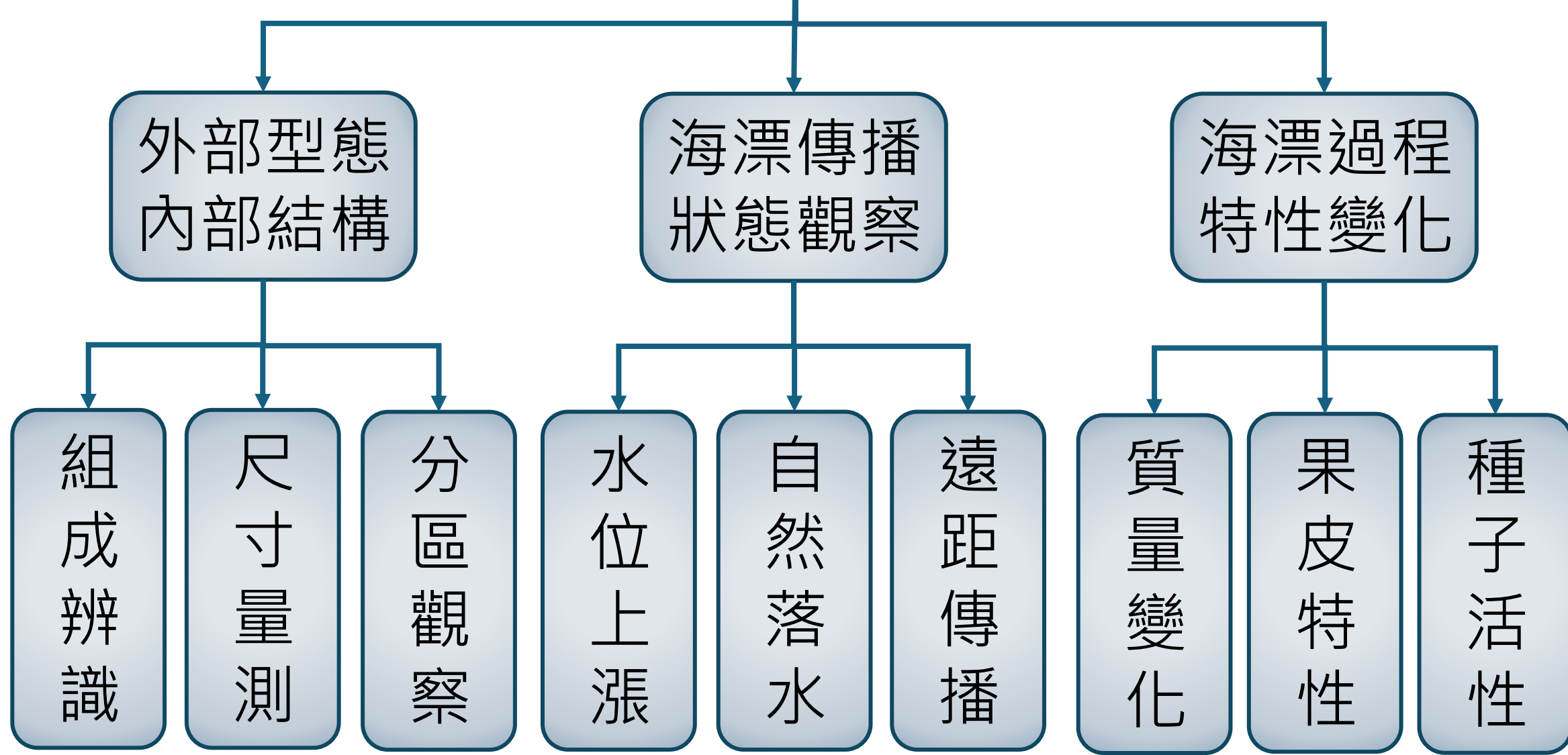
——以銀葉樹為例



摘要

海漂種實是一群能靠海流傳播後代的植物繁殖體，追蹤其跨洋散播途徑與族群分佈常可反應生態問題。為釐清海漂體結構如何適應遠距傳播，本研究以銀葉樹為例。結果發現，銀葉樹能以果實作為海漂體的關鍵有：(1)整體密度小於海水；(2)中果皮有許多儲氣空隙可維持浮力(3)果皮組成特性與整體型態有利於穩定浮心並增加受風力，使果實於海流中多能以正向姿態漂浮並快速前行；(4)果實從外到內有多層疏水性構造，有利於長期海漂過程中抵抗海水滲入以維持種子活性。相較短期海漂後就腐爛失活的大葉山欖種實而言，銀葉樹果實特性不僅對海水具抗性又更能善用自然動力以適應跨洋遠距傳播，值得作為輔助評估氣候變遷對於海漂植物影響與保育的指標物種。

探討海漂種實結構與傳播機制之關係 -以銀葉樹為例



(圖源：自製)

壹、前言

一、研究動機及文獻回顧

- 銀葉樹為原產於熱帶地區的紅樹林伴生喬木，會產生型態特殊又能海漂的果實，隨海流進行長距離傳播以達族群拓展效益。
- 過去遺傳多樣性研究普遍認為海漂種實的散播易受地理隔離與洋流走向影響，卻鮮有人探討種實本身特性與海洋動力間的交互作用關係。
- 本研究想探究銀葉樹果實結構與其海漂傳播機制之關係，盼能完善相關資訊提供保育策略擬訂價值。

二、研究目的

- 分析銀葉樹果實的形態與組成結構
- 觀察銀葉樹果實於海漂過程中的狀態特性
- 比較銀葉樹果實隨海漂時長的變化性

貳、研究過程與方法

一、實驗方法

(一) 分析銀葉樹果實形態與組成結構

隨機取樣銀葉樹果實與大葉山欖種子 ($n=90$)，觀察種實外型與內部結構並量測尺寸、重量、體積與密度。

(二) 觀察銀葉樹果實於海漂過程中的狀態特性

分別以靜水 (圖1a) 與流水及風力傳播 (圖1b) 之模擬裝置，觀察銀葉樹果實與大葉山欖種子 ($n=20 \sim 90$) 以不同方位投入後的最終姿態及運動軌跡。

(三) 比較銀葉樹果實隨海漂時長的變化性

將實驗種實置入鹽度35‰的模擬海水，以紫外燈照射模擬日曬 (圖1c) 後，每隔48小時取樣 ($n=20$) 觀察種實重量、表面疏水性、細胞活性等變化，連續12天。

參、研究設備與器材

實驗素材	實驗組：銀葉樹果實及種子 對照組：大葉山欖果實及種子	藥品試劑	35‰氯化鈉水溶液 0.1% TTC染劑
(a)	(b)		
(c)			

圖1：(a)水位上漲實驗裝置俯視圖、(b)水流及風力傳播實驗裝置俯視圖、(c)模擬海漂時長變化裝置側視圖

(圖源：自製)

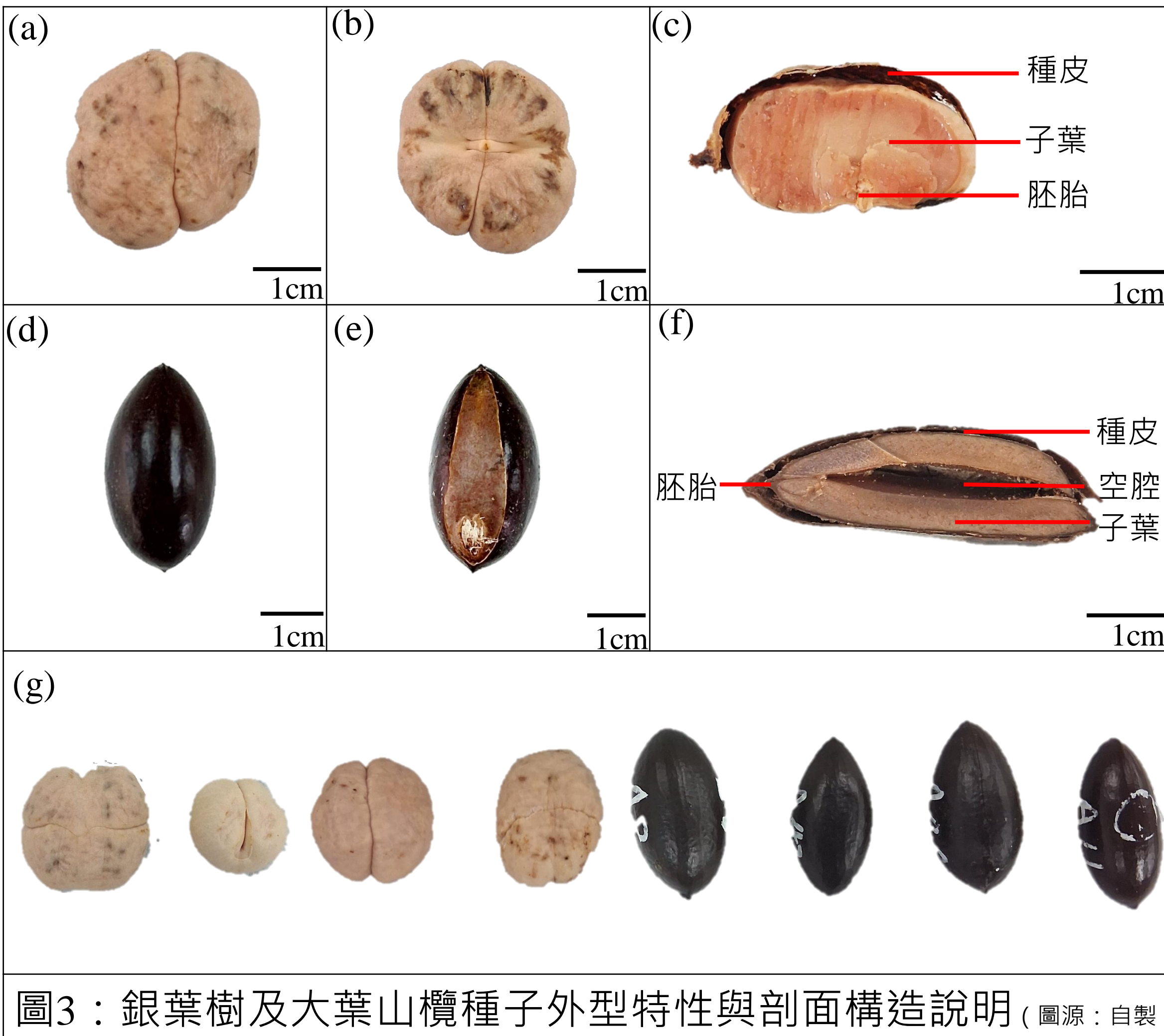
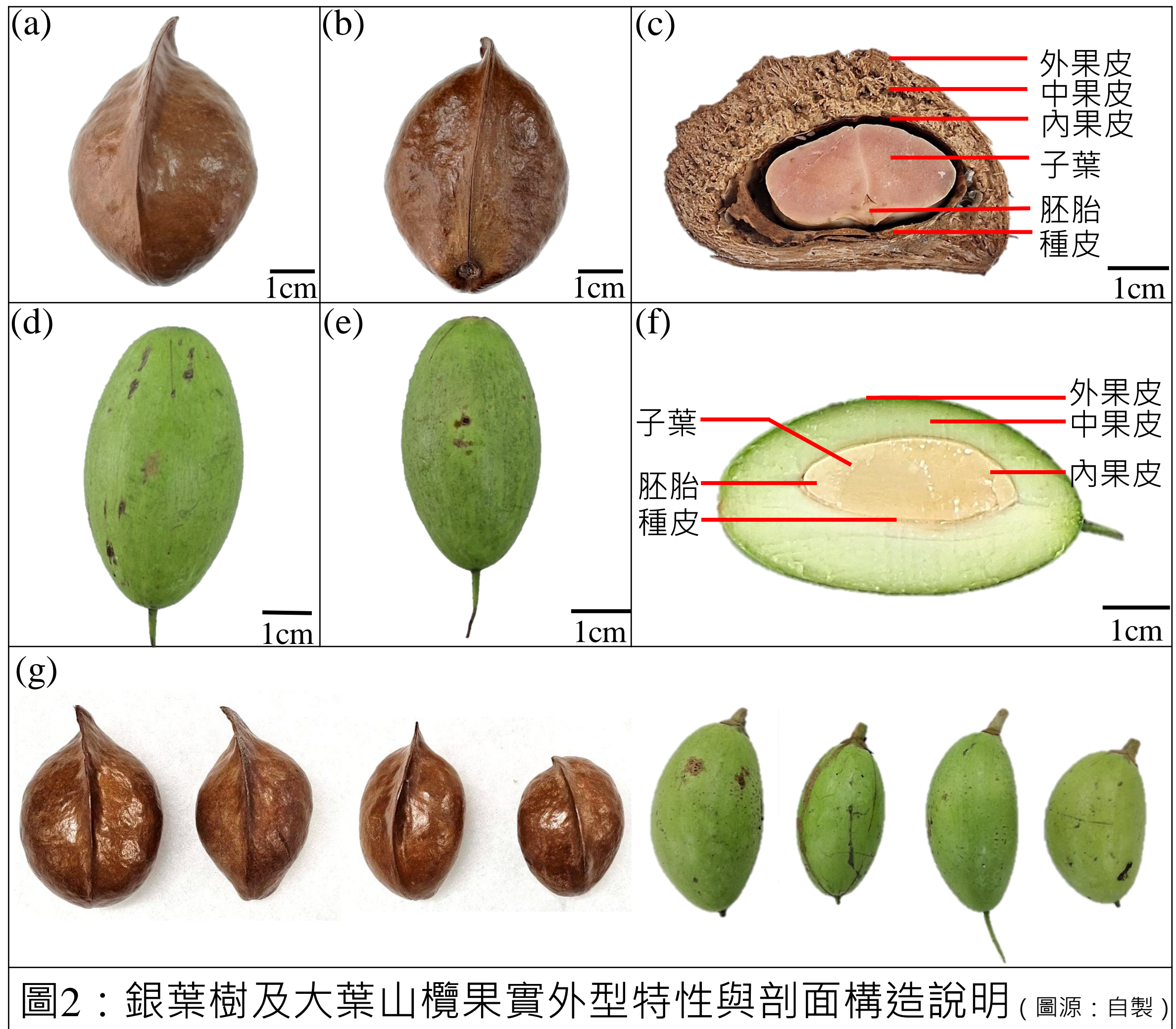
肆、研究結果

一、分析銀葉樹果實形態與組成結構

(一) 種實型態及多樣性分析

- 銀葉樹果實為堅果，外形橢圓呈深咖啡色，果皮上方有龍骨狀突起、下方腹縫線明顯凸起。中果皮厚實，種皮與內果皮緊黏 (圖2a~c)。
- 大葉山欖果實為肉果，外形橢圓呈綠色，果皮多汁厚實，種皮也與內果皮緊密貼合，但未成熟種皮呈淡黃色 (圖2d~f)、成熟才會轉為深棕色。
- 相較於大葉山欖，銀葉樹果實形態很多樣 (圖2g)。

- 銀葉樹種子外形扁圓，表面色淺且具有不規則的紋路 (圖3a、b)。縱切後可見種皮與種子本體間存在部分空隙，形成空腔 (圖3c)。
- 大葉山欖種子呈紡錘形，頭尾尖體圓胖，表面深色且觸感光滑 (圖3d)；種子下方具胎座痕 (圖3e)；兩片子葉未完全密合中央有出現空腔 (圖3f)。
- 銀葉樹種子型態較為一致，大葉山欖種子的多樣性則集中在寬窄、長短以及大小等差異 (圖3g)。



(二) 種實尺寸特性

1. 比較果實，銀葉樹與大葉山欖在長、寬、高與體積等尺寸上大致相當，但大葉山欖的平均果實密度約為銀葉樹的2倍。
2. 比較種子，銀葉樹的平均種子密度反而為大葉山欖的3倍，且密度高於海水，會沉入水中。

(三) 種實內部組成特性

1. 銀葉樹外果皮堅硬，表面木質化且具疏水性，微觀上還可見多處凹凸溝槽（圖4a）。內果皮像種子內側充滿毛狀突起，功能未知，但有聚水力（圖4c）。種皮薄脆，表面也具有溝槽與疏水性，可聚水（圖4b）。
2. 細看中果皮，有兩種纖維排列組成：大部分尤其近背縫線上方處，纖維排列混雜，細胞構成似吸水海綿般充滿孔隙（圖4d、4f）；唯獨下方腹縫線處，纖維排列整齊成束，由諸多細長細胞組成（圖4e、4g）。

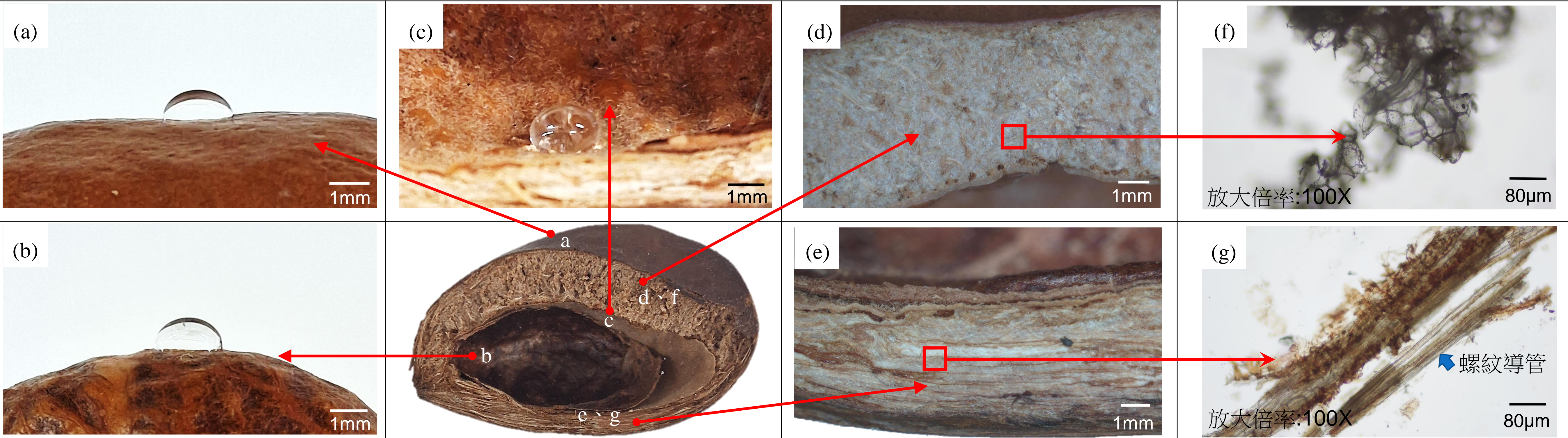


圖4:銀葉樹果實局部結構。

(圖源：自製)

二、觀察銀葉樹果實於海漂過程中的穩定性

(以下圖源皆為自製)

由於實驗期間大葉山欖果實尚未成熟、即使催熟後泡海水3天即腐爛，故以下實驗均以銀葉樹果實與大葉山欖種子進行探討。

(一) 種實於海漂過程中的漂浮穩定性

1. 銀葉樹果實與大葉山欖種子均能漂浮於水上，且均能以正向、反向或側向三種方位漂浮（圖5）。
2. 模擬落地種實遇地面水位上漲實驗中，無論起始放置方向如何，銀葉樹果實與大葉山欖種子多維持原方位浮起（圖6）。
3. 模擬種實自然落水實驗中，無論落下前方位如何，銀葉樹果實依舊以高機率維持正向漂浮，反而大葉山欖種子除了正向也會出現一定機率的側向或反向漂浮（圖7）。
4. 落水對種實的擾動較大，銀葉樹果實仍可以正向穩定漂浮，大葉山欖種子反而因對稱性高無法穩定漂浮方位。

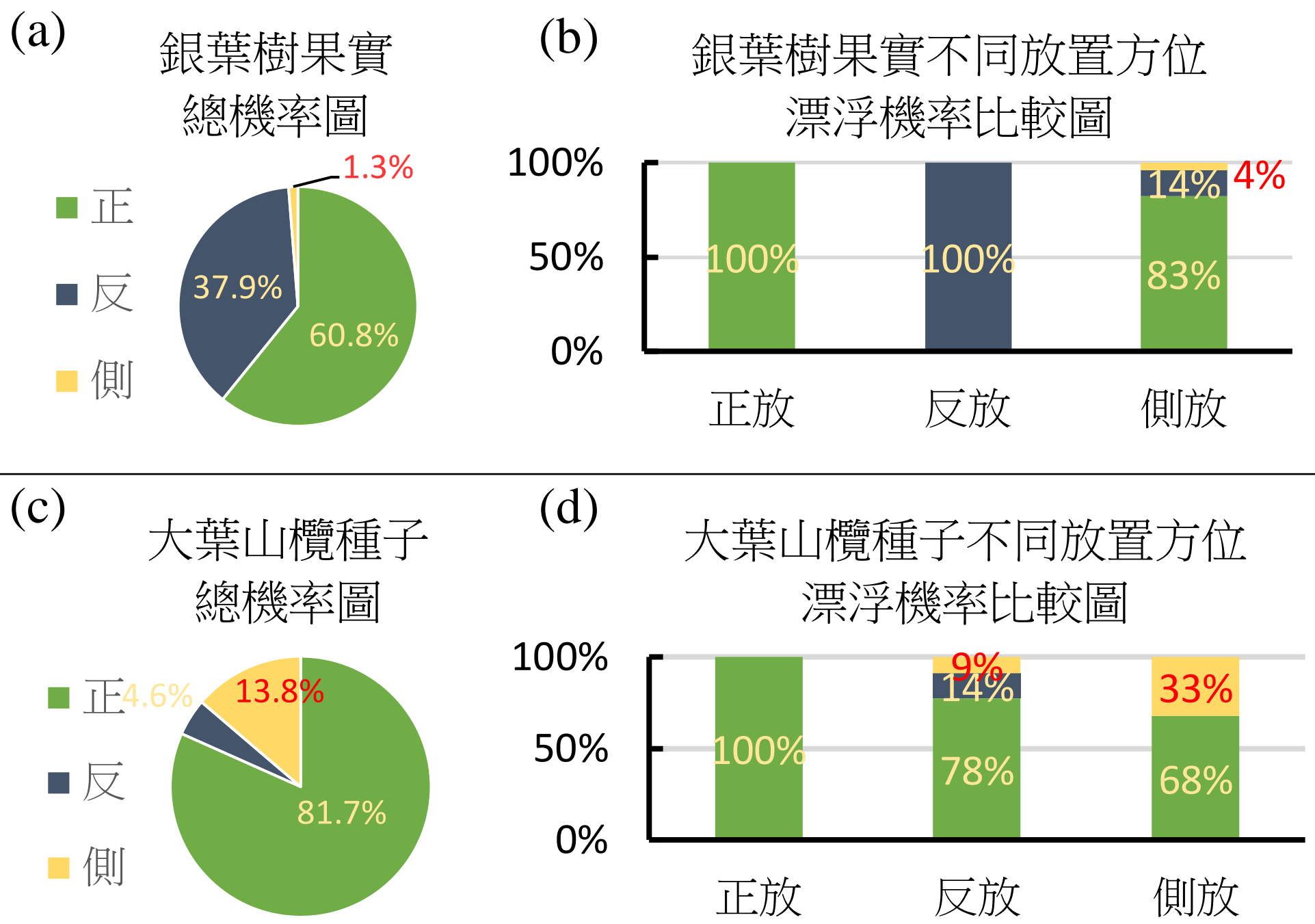


圖6：落地種實遇地面水位上漲模擬實驗。(n=80)

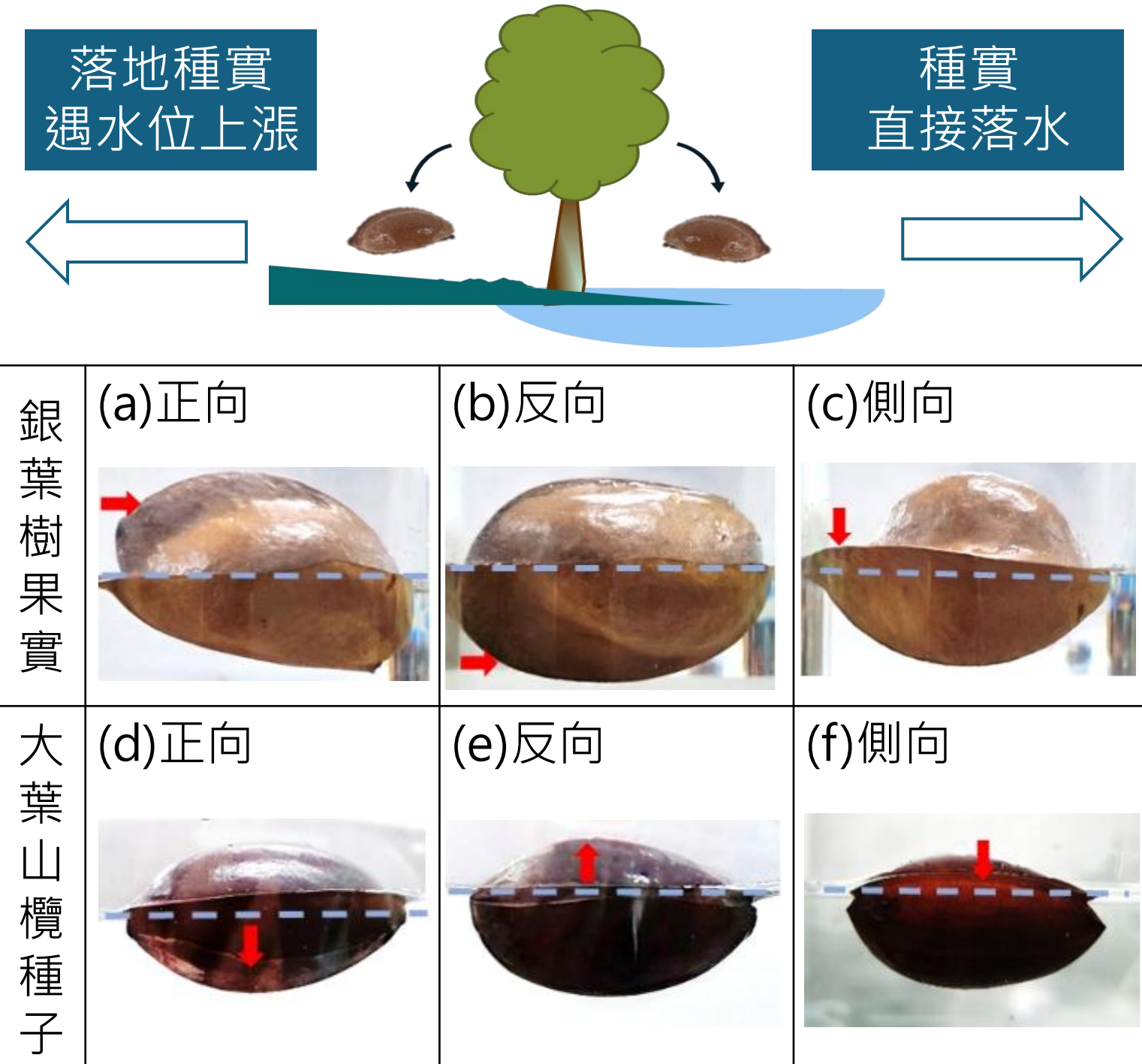


圖5：種實漂浮狀態。

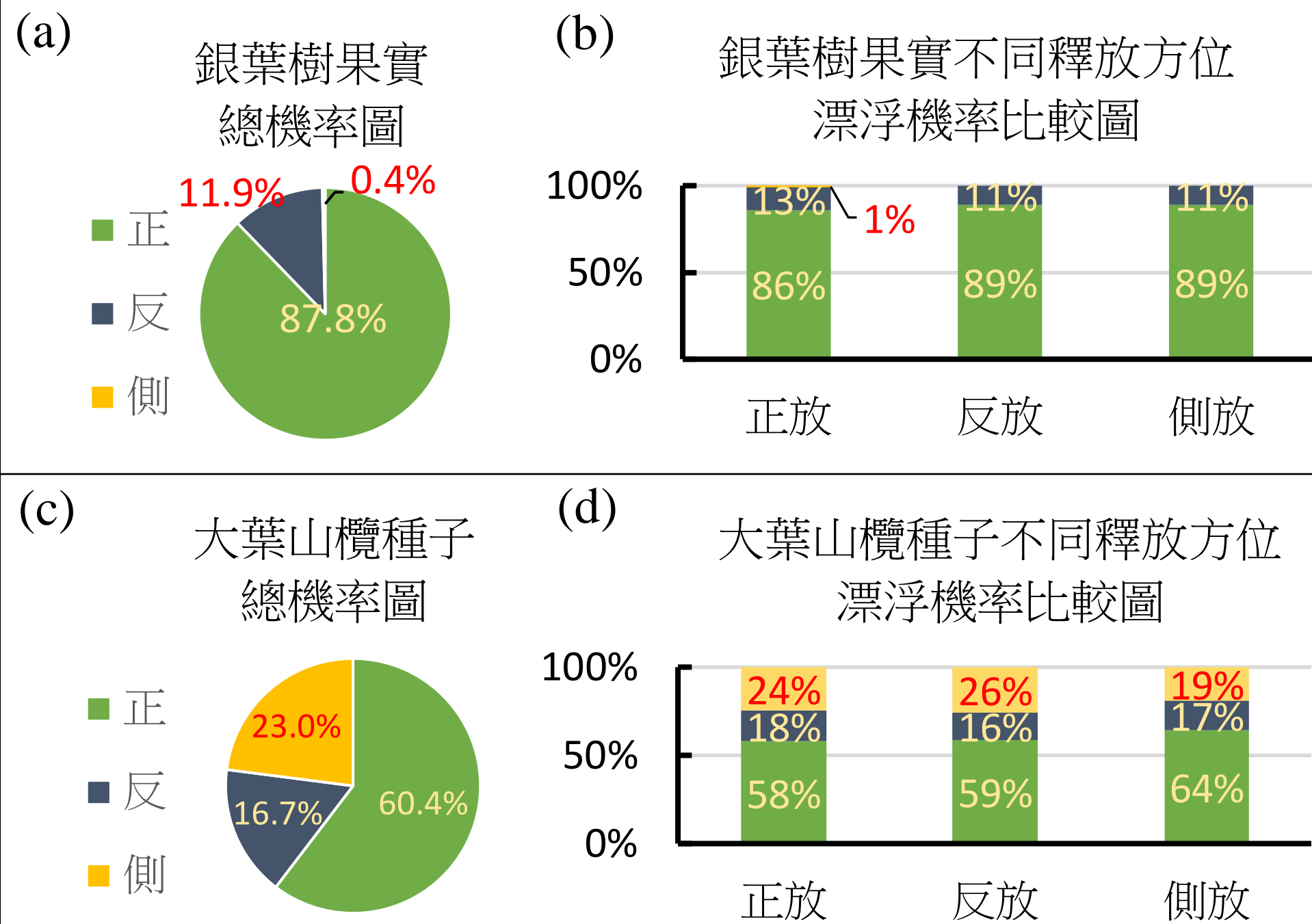


圖7：種實自然落水模擬實驗。(n=90)

(二) 種實於海漂過程中的傳播穩定性

海漂種實在傳播期間需仰賴自然力推動，故以模擬海流或風力推動實驗進行觀察，結果顯示：

1. 在模擬海流傳播實驗中，銀葉樹果實多能穩定沿主水道漂流，大葉山欖種子則容易發生橫向偏移。即使銀葉樹果實體積比大葉山欖種子大許多，兩者縱向速度卻十分相近（圖8a、b）。
2. 在模擬風力推動實驗中，無論銀葉樹果實的龍骨狀突起有無受風，速度都較大葉山欖種子快。其中，龍骨狀突起有受風者移動速度又比未受風者（果實倒置）快約2倍（圖8c、d）。
3. 進一步比較銀葉樹果實中，龍骨狀突起較大與較小兩類群受自然力推動後的速度差異，發現大小確實有顯著影響：較大者易受風力推動、較小者易受海流推動，然兩者在複合自然力下表現並無異（圖8e、f）。

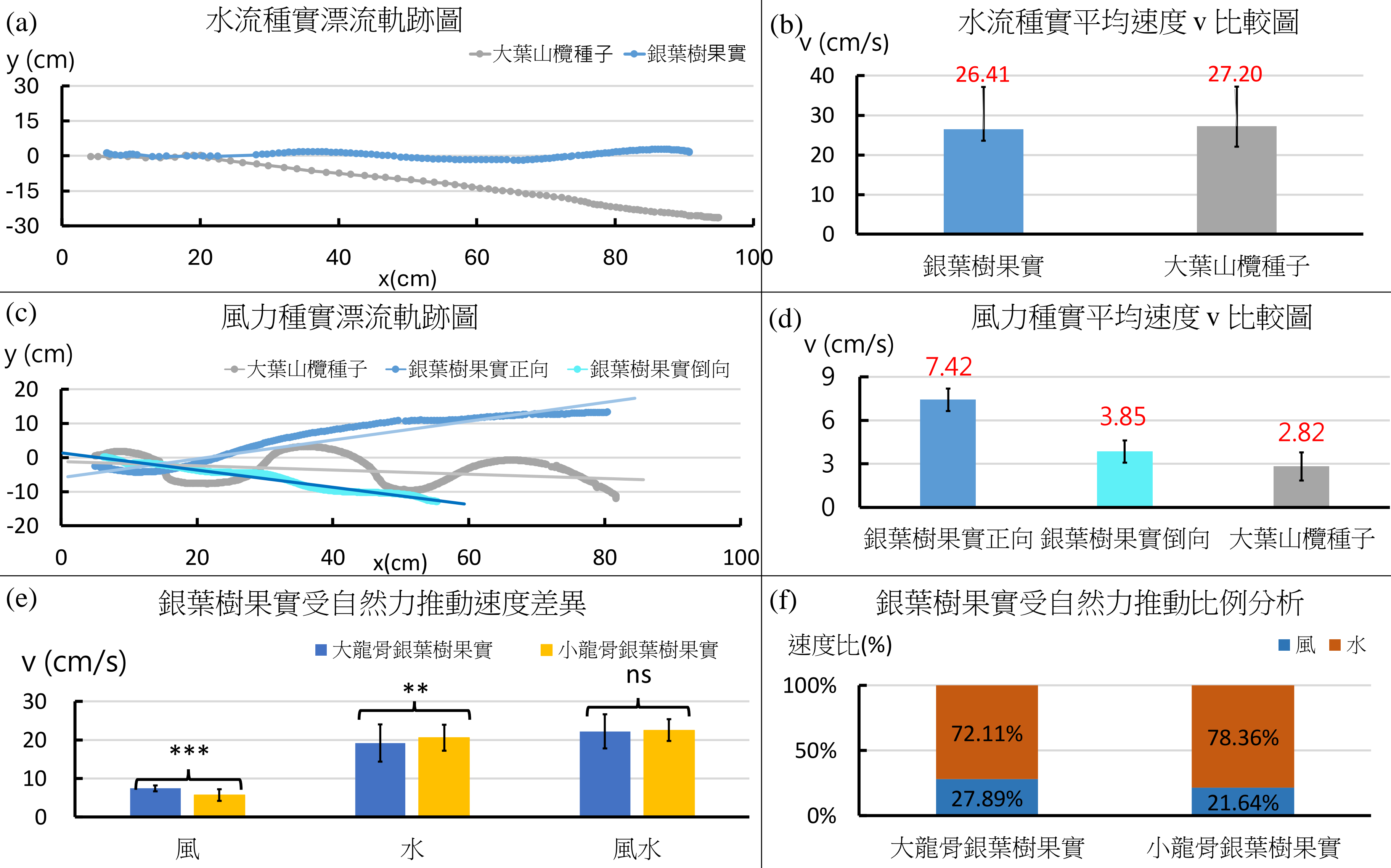


圖8:種實傳播模擬實驗。(a)(b)水流模擬實驗軌跡及平均速度圖；(c)(d)風力模擬實驗軌跡及平均速度圖；(e)不同龍骨狀結構大小之銀葉樹果實受自然力推動速度比較圖；(f)不同龍骨狀大小之銀葉樹果實受自然力推動比例影響分析圖。(n=20, 以T-test統計分析, *表p<0.1, **表p<0.05, ***表p<0.001)

三、比較銀葉樹果實隨海漂時長的變化性

本實驗種實均為正向放置，並新增以利刃割破之銀葉樹果實以模擬自然環境下可能的損傷，實驗結果發現：

(一) 種實外觀變化 (圖9)

- 1. 長時間浸泡於海水中的種實皆會吸水
- 2. 完整銀葉樹果實僅吃水線以下有吸水痕
- 3. 損傷果實卻會嚴重吸水至損傷處
- 4. 大葉山欖種子則因胎座處具吸水力導致整顆積水



圖9：種實浸泡海水後的外觀變化情形。(圖源：自製)

(三) 種實質量變化 (圖11)

- 1. 種實質量皆隨浸泡時間越長而增加，即吸水造成。
- 2. 所有銀葉樹果實於浸泡初期質量增加率均相似，但浸泡144小時之後損傷者則有顯著質量增加趨勢。

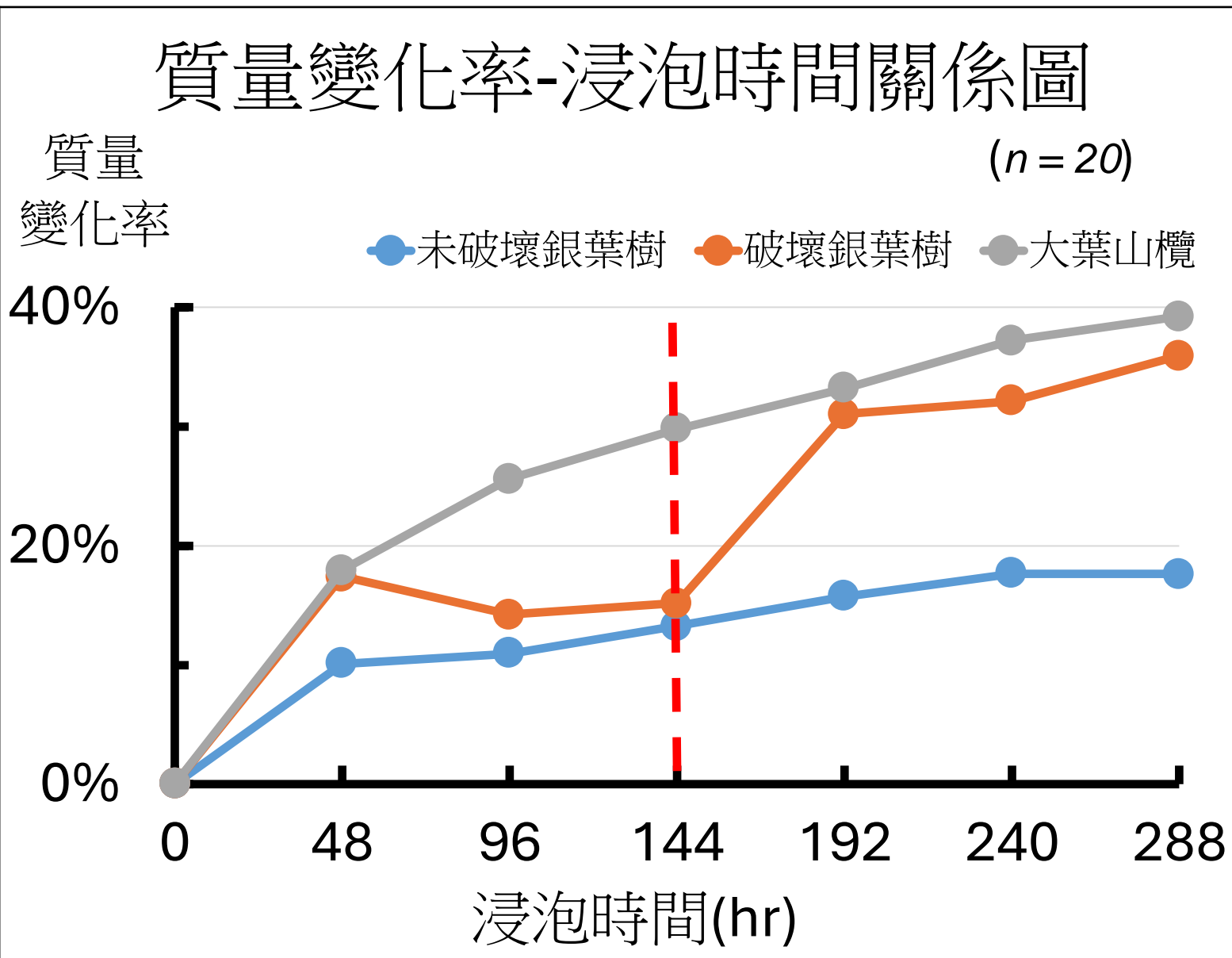


圖11：種實隨海漂時長的質量變化率

(二) 種實表面抗性變化 (圖10)

- 1. 測試種實表面疏水性是否破壞，以水滴角變化檢驗。
- 2. 長期浸泡後，所有種實吃水線以下的部位疏水性均顯著變差，但完整的銀葉樹果實吃水線以上並不受影響，損傷果實則會連吃水線以上皆變差。

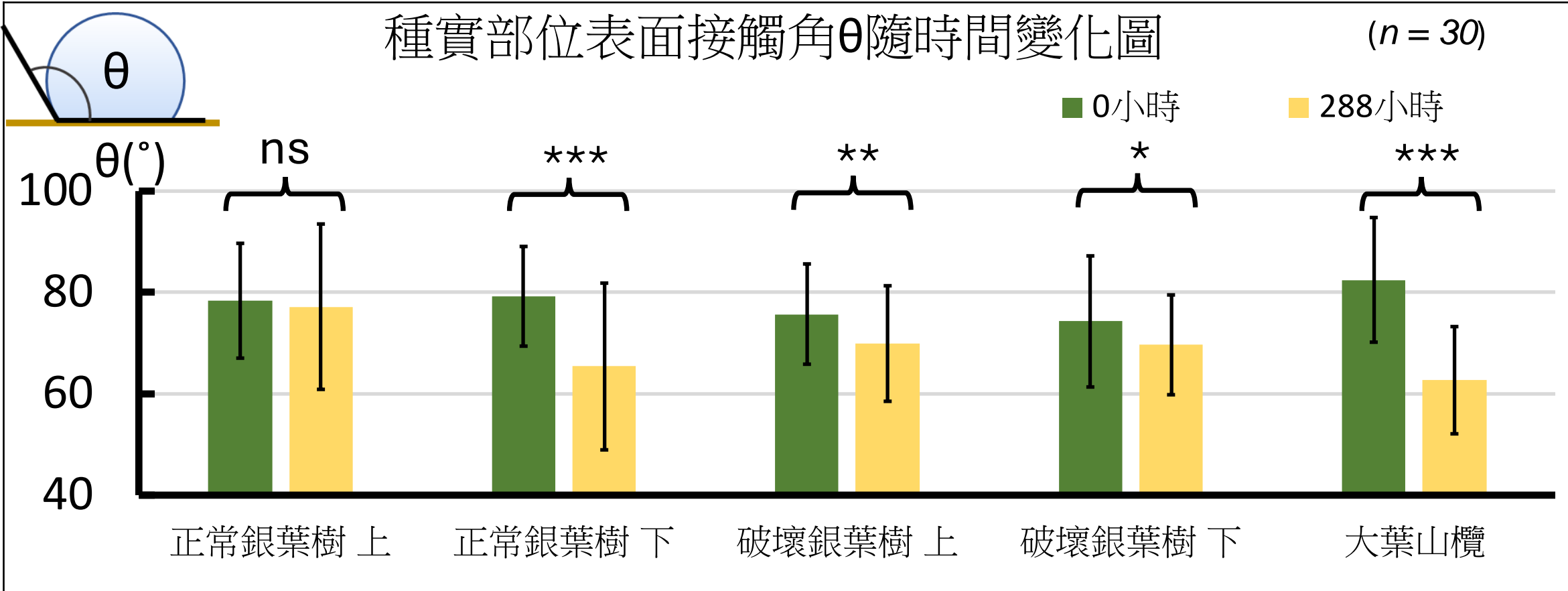


圖10：種實表面疏水性變化。數據使用T檢定進行比較與統計分析，*表 $p<0.1$ ，**表 $p<0.05$ ，***表 $p<0.001$ 。(圖源：自製)

(四) 種子活性變化 (圖12)

- 1. 以反映細胞去氫酶活性的TTC染色檢測，銀葉樹果實完整者仍保持活性，破壞者於144小時後顯示失活
- 2. 以反映種實細胞完整度的電導度檢測，完整銀葉樹果實維持良好，較破壞者與大葉山欖種子都佳。

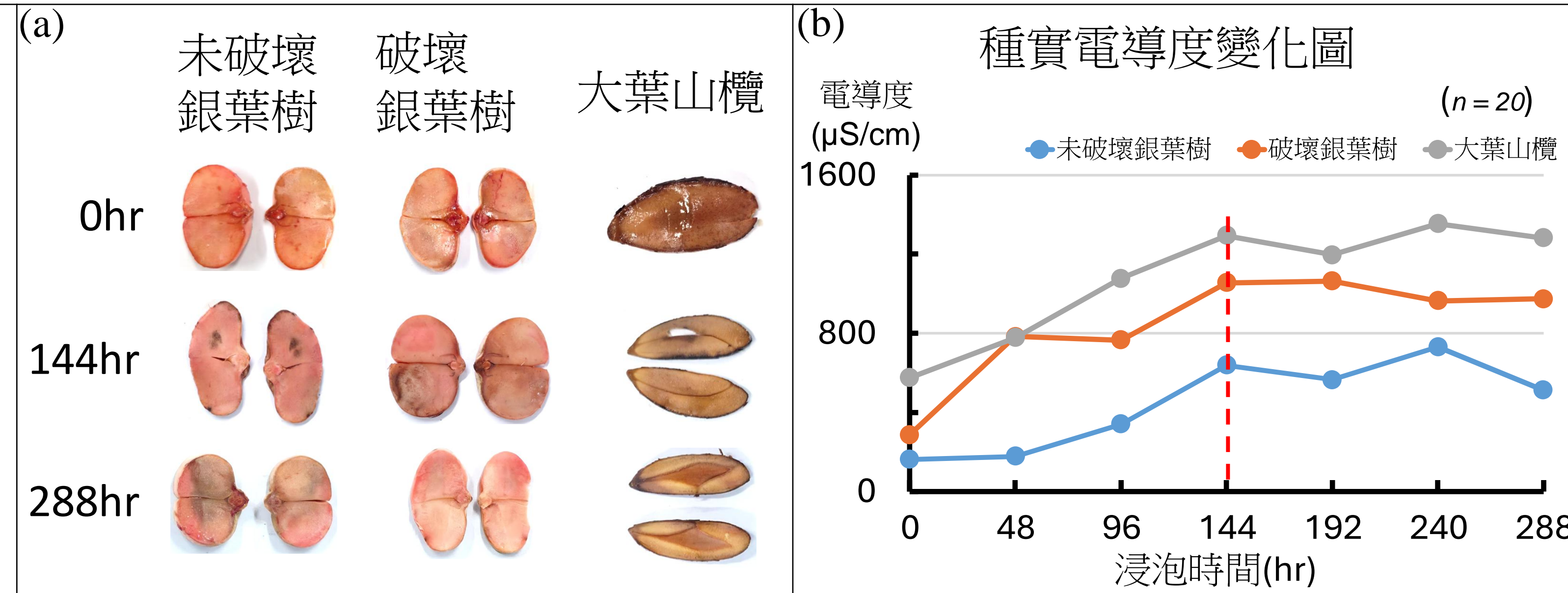
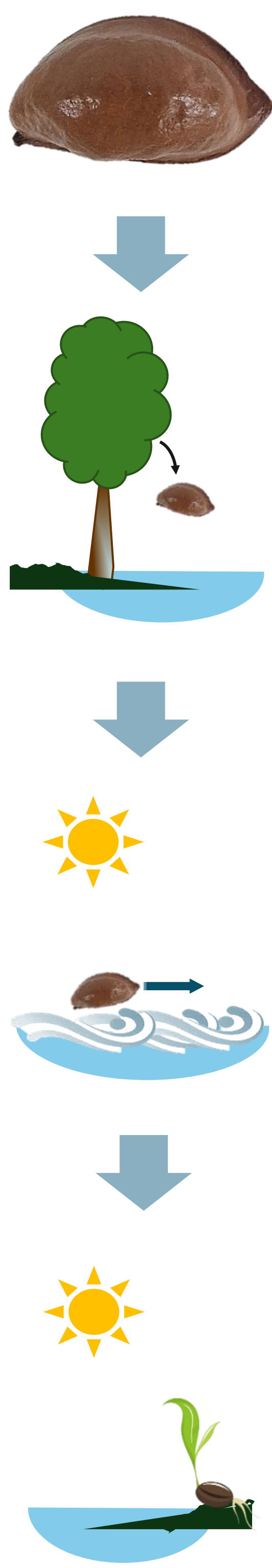


圖12：種子隨海漂時長之活性。(a) TTC檢測法；(b)電導度法 (圖源：自製)

伍、討論與結論

(以下圖源皆為自製)



落果前

- 1)外果皮堅硬，並合成疏水性成分
- 2)中果皮厚實，由大量棉絮狀排列的木質纖維組成使內部富含儲氣空隙，致使密度遠小於海水而得以提供浮力
- 3)內果皮與種皮也可疏水
- 4)果實背縫線形成龍骨狀突起

落果後

- 1)種子位置使果實重心偏下以利正向漂浮
- 2)果實腹處纖維略為吸水，加強穩定重心
- 3)果實不易受擾動翻滾

海流傳播

- 1)果實能順水流方向前行、不易打轉或偏離軌道
- 2)果實還能受風力推動加速前行，龍骨狀突起越大者效益越佳
- 3)複合風力與水流自然推動力，能讓不同型態的果實都有前行的機會
- 4)萬一果實損傷進水，仍可漂浮以爭取散播機會

定植機會

- ▲保持種子活性
 - 1)果實成熟後期，角質、蠟質合成相關基因會大量表現在外果皮處，使海水不易滲入
 - 2)內果皮及種皮亦可防水滲入，增加減少種子接觸海水的門檻
 - 3)果皮整題堅硬有助於保護種子免於損傷
- ▲縮短海漂逆境
 - 1)快速前行 2) 穩定漂流

一、海漂種實的結構特色密切影響漂浮力

測試銀葉樹果皮吸水能力，可看出其平均極限吸水量僅2.4cm³ (圖13) 可見內部能儲氣。

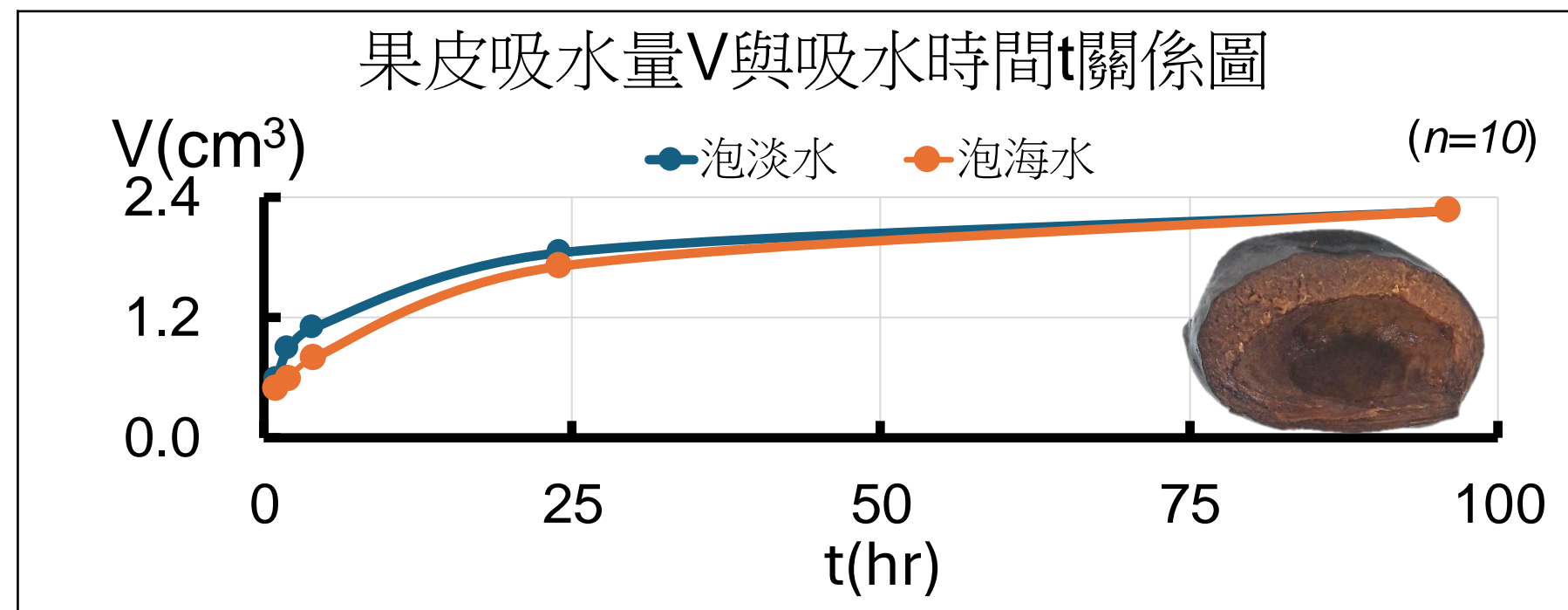


圖13：銀葉樹果皮吸水量變化

二、海漂體型態特性影響遠距傳播潛力

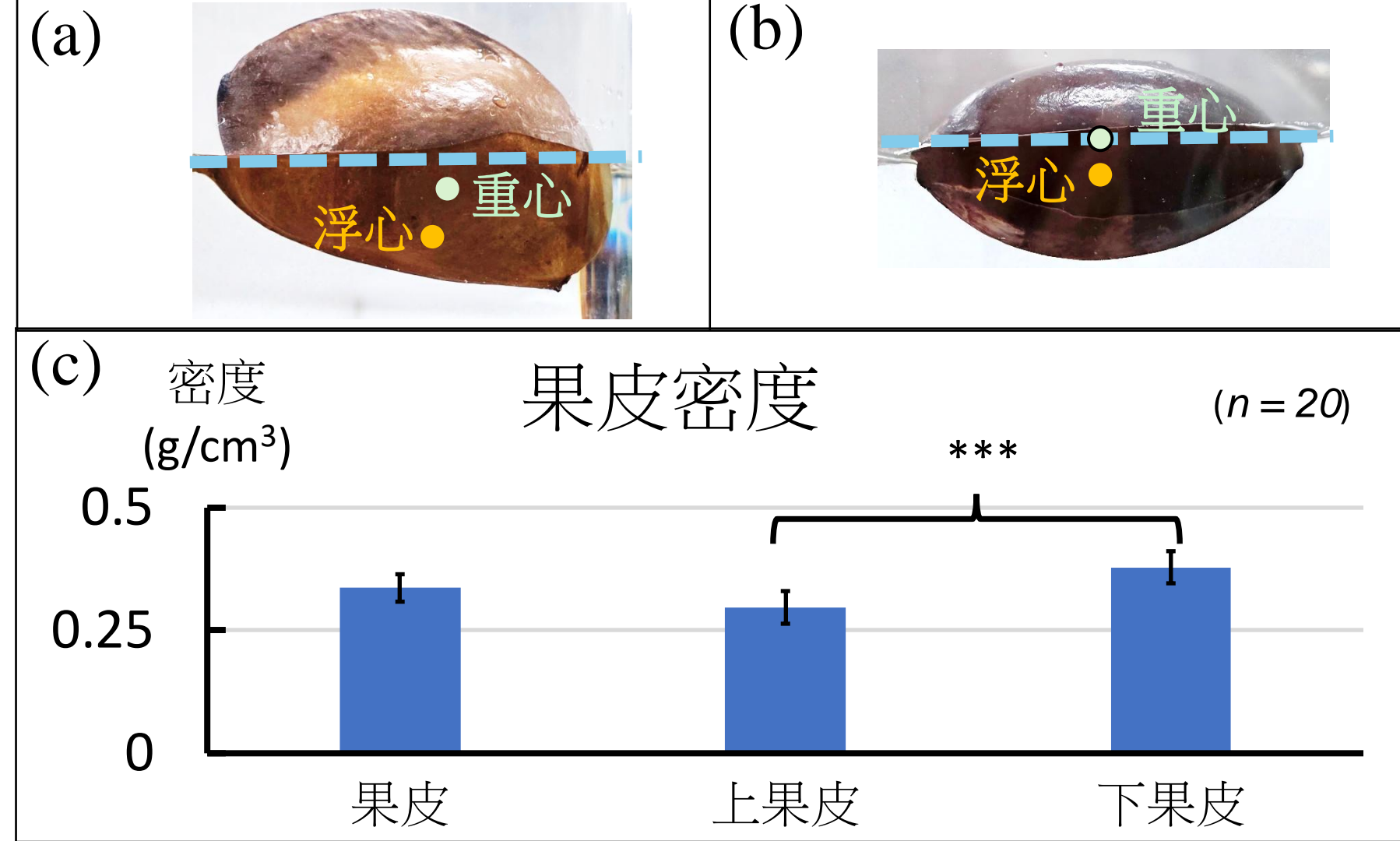


圖14：(a)銀葉樹果實重心、浮心分佈；(b)大葉山欖種子重心、浮心分佈；(c)銀葉樹果皮上下部分密度比較。

三、對環境抗性越好，越適應遠距傳播

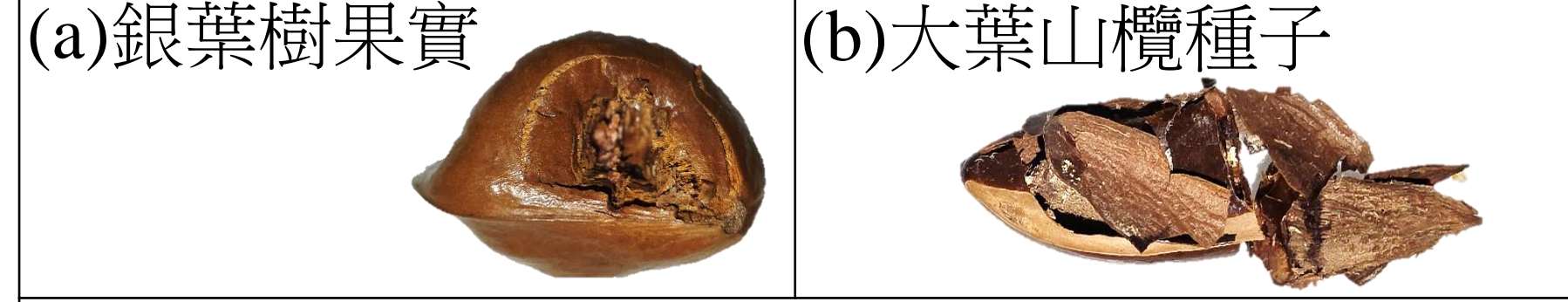


圖15：種實受應力後損傷情形。

陸、未來展望及參考文獻

一、未來盼能繼續以不同海漂種實為素材，以本研究所建立之模式進行海漂狀態特性探討，增進生物多樣性研究之餘，為物種保育及氣候變遷影響之研究提供不同的視角。

二、參考文獻

- (一) 伍淑惠、高瑞卿、張元聰(2023)。臺灣海濱植物圖鑑。晨星出版社P412-436
- (二) 鄧書麟(2009)。台灣與鄰近島嶼海茄苳、銀葉樹與水荳花族群遺傳多樣性之研究。
- (三) Tom Van der Stocken , Alison K. S. Wee, Dennis J. R. De Ryck, Bram Vanschoenwinkel, Daniel A. Friess, Farid Dahdouh-Guebas, Marc Simard, Nico Koedam and Edward L. Webb.(2019). A general framework for propagule dispersal in mangroves. *Biol. Rev.* , **94**, pp.1547–1575
- (四) Jiayan Wang , Wei Xie, Fa Si , Ziwen He , Xinfeng Wang , Shao Shao , Suhua Shi, and Zixiao Guo.(2024). Evolution of sea-surfing plant propagule as revealed by the genomes of *Heritiera mangroves* . *The Plant Journal* ,117, 432–448.